This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch

Digitized by Google

BOSTON
MEDICAL LIBRARY
8 THE FENWAY

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE

PROFESSOR IN ZÜRICH.

FÜNFUNDDREISSIGSTER BAND.

MIT EINER HELIOGRAVÜRE, 17 TAFELN UND 189 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1906.

Digitized by Google

CATALOGUED
JUL 20 1923
M. E. C.

BOSTON MEDICAL
JUL 20 1923
LIBRARY

Digitized by Google

Inhalt des fünfunddreißigsten Bandes.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 13. März 1906.

Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. 1. Mitteilung. Das Acromerit des *Amphioxus*. Von B. Hatschek. (Mit Taf. I.) . . . . . Seite 1

Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. (3. Fortsetzung.) Von A. Fleischmann.

X. Die Teilung der Kloake bei *Cavia cobaya*. Von Hans Dimpfl. (Mit Taf. II—III u. 32 Fig. im Text.) 17

XI. Das Analrohr des Schafes. Von J. Schwarztrauber. (Mit 5 Fig. im Text.) 65

Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Von Georg Ruge. (Mit 58 Fig. im Text.) 75

Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig? Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen. Von Hermann Braus. (Mit Taf. IV—VI u. 18 Fig. im Text.) . . 240

Über Variationen am Tuberculum articulare des Kiefergelenks des Menschen und ihre morphologische Bedeutung. Von Wilhelm Lubosch. (Mit 16 Fig. im Text.) 322

Fonticulus interfrontalis inferior et superior. Von A. Rauber. (Mit Taf. VII.) 354

Suturae supranasales. Die supranasalen Nähte des Stirnbeins; Ossa supranasalia spurium et verum. Von A. Rauber. (Mit Taf. VIII.) 362

Der Ursprung des Wirbeltierauges. Von G. Jelgersma. (Mit Taf. IX.). . 377

Drittes Heft.

Ausgegeben am 29. Mai 1906.

Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch. Von O. Bender. (Mit Taf. X.) 395

Über die Pyramidenbahn des Schafes und der Ziege. Von H. Dexler und A. Margulies. (Mit 23 Fig. im Text.) 413

The Cranial Nerves of *Varanus bivittatus*. By Grace B. Watkinson. (With plates XI—XIII.) 450

Der Schädel von Immanuel Kant und jener vom Neandertal. Von A. Rauber. (Mit Taf. XIV.) 473

Fehlen der Pleurahöhlen beim indischen Elefanten. Von J. E. V. Boas . . 494

Form des Brustkorbes und Lagerung der Lungen im Brustkorbe beim indischen Elefanten. Von Georg Ruge. (Mit 3 Fig. im Text.) 496

Besprechung:

Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Von Ernst Schwalbe. (E. Göppert.) 506

Digitized by Google

Viertes Heft.

Ausgegeben am 14. August 1906.

Seite

Festbericht über die Enthüllung der Carl Gegenbaur-Büste von Professor Seffner am 12. Mai 1906 in Heidelberg. (Mit einer Heliogravüre.) . I

Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-Larven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation. Von Hermann Braus. (Mit Taf. XV—XVII und 6 Fig. im Text.) 509

Zur Entwicklung des menschlichen Brustkorbes. Von Charlotte Müller. (Mit 21 Fig. im Text.) 591

Versuch einer mathematischen Theorie der Hautleistenfiguren der Primaten-Palma und -Planta. Von G. Kolossoff und E. Paukul. (Mit 7 Fig. im Text.) 697

Digitized by Google

Digitized by Google

C. Gegenbaur.

1826–1903.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

CAT.

Digitized by Google

BOSTON MEDICAL
JUL 20 1923
LIBRARY

Festbericht über die Enthüllung

der

CARL GEGENBAUR-BÜSTE

von Professor C. Seffner

am 12. Mai 1906 in Heidelberg.

Mit einer Heliogravüre.

Geheimrat Professor CARL GEGENBAUR war am 14. Juni 1903 von uns geschieden.

Nachdem der erste Schmerz über den Hingang des großen Menschen und Forschers überwunden war, regte sich in den Herzen seiner Schüler der lebhafte Wunsch, ein würdiges Bildwerk des geliebten und verehrten Mannes der Nachwelt zu überliefern, denn er selbst hatte im Leben jeden Versuch, ihn zu malen oder sonst zu bilden, abgewiesen. Dieser Wunsch nahm greifbare Gestalt an, nachdem auf Anfrage des Herrn E. REINICKE, Chefs der Verlagsbuchhandlung von WILHELM ENGELMANN, welche fast sämtliche Arbeiten GEGENBAURS herausgegeben, und des Schülers und Amtsnachfolgers GEGENBAURS, Prof. M. FÜRBRINGER, Herr Prof. C. SEFFNER in Leipzig, der berühmte Bildner von Gelehrten und Künstlern, sich bereit erklärt hatte, auf Grund der wenigen vorliegenden, aus einigen Photographien und einer Totenmaske bestehenden Materialien eine Marmorbüste des Dahingeschiedenen auszuführen. Diese Büste mußte in Heidelberg stehen, in der Anstalt, welcher die längste Zeit und der größte Teil von GEGENBAURS Lebensarbeit angehörte.

Der an die Schüler, Collegen und Verehrer GEGENBAURS von den Heidelberger Professoren M. FÜRBRINGER und E. GÖPPERT erlassene Aufruf fand weiten Widerhall. Insbesondere die Schüler

Digitized by Google

erfaßten die Idee mit Begeisterung und widmeten dem guten Werke ihre volle Hingabe; aber auch vielen Anderen, die GEGENBAUR im Leben nicht so nahe gestanden, gebührt warmer Dank für ihre werktätige Unterstützung. Ein Comitee von über 200 Namen unter dem Ehrenpräsidium Seiner Excellenz des Großh. Badischen Staatsministers Herrn Dr. Freiherr v. DUSCH in Karlsruhe und Seiner Magnificenz des Prorectors der Universität Heidelberg, Herrn Geh. Rat Dr. CURTIUS, bildete sich, und unter dem Einflusse desselben fanden die Sammlungen für das Denkmal in erfreulicher Weise und unter weiter Beteiligung statt.

Inzwischen begann die schöpferische Arbeit des Herrn Prof. SEFFNER, nahm guten Fortgang und führte zur glücklichen Vollendung der Marmorbüste. Die bekannten Marmor-, Granit- und Syenitwerke von RUPP & MÖLLER in Karlsruhe lieferten nach den Angaben des Herrn Prof. SEFFNER den Sockel von Labradorporphyrit, und nach den Plänen des Herrn Regierungsbaumeisters GROS in Heidelberg die Wand- und Nischenbekleidung von Veroneser Marmor. Die unter dem letzteren ausgeführten Arbeiten sorgten für eine künstlerisch schöne und würdige Aufstellung und Umrahmung in dem Vestibül des Anatomiegebäudes, an der Stelle, welche Herr Prof. SEFFNER als den besten Platz für die Büste angewiesen hatte. Wesentliche Verdienste um die Herstellung und Ausschmückung erwarben sich auch die Herren Garteninspektor MASSIAS und Hochbauassistent PFETZINGER.

Die Enthüllung war ursprünglich für den 28. April 1906 anberaumt worden; plötzlich eingetretene unüberwindliche Hindernisse machten eine Verschiebung auf den 12. Mai d. J. notwendig, also mitten in das begonnene Sommersemester. Dadurch wurde leider vielen auswärtigen Kollegen, Verwandten und Verehrern die Möglichkeit genommen, an der Feier persönlich teilzunehmen; zahlreiche Telegramme und briefliche Zuschriften gaben dem großen Bedauern und zugleich den herzlichen Wünschen für den Verlauf der Feier Ausdruck.

Um 12 Uhr versammelten sich in dem Auditorium des festlich geschmückten Anatomiegebäudes die Teilnehmer: Die Gattin GEGENBAURS, Frau Geh. Rat IDA GEGENBAUR, geb. ARNOLD, die beiden Töchter Frau Oberstleutnant EMMA NIELAND und Fräulein ELSE GEGENBAUR, von Verwandten Herr Geh. Rat Dr. JULIUS ARNOLD mit Familie und Fräulein FRIEDA ARNOLD aus Heidelberg, sowie Herr Geh. Rat Dr. REINHARD Exc. aus Karlsruhe; der Vertreter des

Digitized by Google

Ministeriums, Herr Geh. Oberregierungsrat Dr. Böhm, der zeitige Prorector Herr Prof. Dr. Tröltsch, der frühere Prorector Herr Geh. Hofrat Dr. Braune, die Dekane der medicinischen und der naturwissenschaftlich-mathematischen Facultät der Universität, die Herren Prof. Dr. Kossel und Geh. Hofrat Dr. Pfitzer, der Vertreter der Stadt Heidelberg, Erster Bürgermeister Herr Prof. Dr. Walz an Stelle des verhinderten Oberbürgermeisters Herrn Dr. Wilckens, der Obmann des ärztlichen Ausschusses für Baden, Herr Medicinalrat Dr. Lindmann aus Mannheim, und das hiesige Mitglied desselben, Herr Dr. Werner; Herr E. Reinicke, Chef der Verlagsbuchhandlung von Wilhelm Engelmann in Leipzig; die auswärtigen Schüler, Collegen und Verehrer, die Herren Prof. Dr. Maurer aus Jena, Prof. Dr. A. Böhtlingk aus Karlsruhe, Prof. Dr. R. Burckhardt aus Basel, Docent Dr. A. Luther aus Helsingfors, Dr. H. Bluntschli aus Zürich als Vertreter von Prof. Dr. G. Ruge u. A.; die hiesigen Comiteemitglieder und die meisten Collegen aus der medicinischen und naturwissenschaftlich-mathematischen Facultät, zum Teil mit ihren Damen, Herr Regierungsbaumeister Gros; endlich, soweit im Auditorium Platz vorhanden war, eine Anzahl Candidaten und Studenten der Medicin.

Der Director der Heidelberger anatomischen Anstalt Geh. Hofrat Dr. M. Fürbringer begrüßte die Anwesenden mit folgender Festrede:

Hochverehrte Anwesende!

Wir haben uns hier versammelt, um einen Akt der Dankbarkeit zu begehen gegen das Andenken eines Mannes, der nahezu drei Decennien unserer Universität angehörte, als einer ihrer hervorragendsten Docenten, dessen langes der Wissenschaft geweihtes Leben ihrem Besitze reiche Schätze zufügte und ihrem Entwicklungsgange neue Bahnen erschloß.

Carl Gegenbaur! Welche Fülle von Erinnerungen und Empfindungen erweckt dieser Name!

Ich möchte heute versuchen, Ihnen das Lebenswerk des Mannes, der so berühmt und doch so wenig gekannt ist, näher zu rücken und zugleich zu zeigen, was besonders seine Eigenart als Gelehrter und als Mensch ausmacht.

Auf seinen Lebensgang mit seinen äußeren Erfolgen näher einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht. Das findet sich alles mehr oder minder ausführlich in den Nekrologen und Lebensskizzen, die

Digitized by Google

an sein Dahinscheiden vor nahezu 3 Jahren anknüpften und die zum Teil wohl noch in Ihrem Gedächtnis sind. Einige Angaben darüber scheinen mir aber unerläßlich zu sein.

Carl Gegenbaur wurde am 21. August 1826 in Würzburg geboren, aus angesehener katholischer Familie, der Beamte und Theologen entstammten. Sein Vater war ein Mann von großer Pflichttreue in seinem Amte und gegenüber seiner Familie und von ernster Lebensführung, seine Mutter, geb. Roth, eine Frohnatur mit liebevollem, fürsorglichem Herzen und lebhaftem Sinn für die Schönheiten der Natur. Zwischen ihr und dem geliebten ältesten Sohn bestand ein besonders inniges Verhältnis.

Die Kinderjahre und die ersten Schuljahre verlebte er teils in Würzburg, teils in benachbarten kleinen fränkischen Städten; die Mutter gab ihm Anleitung zur Naturbetrachtung. Danach besuchte er von 1838—1845 das namentlich klassische Studien fördernde Gymnasium in Würzburg, in allen Fächern ein fleißiger Schüler, aber vorwiegend dem Studium der Natur und Geschichte zugewandt.

Seine Studienzeit verbrachte er bis zum Doctorexamen 1851 ausschließlich in der Universität Würzburg, die damals auf dem Gebiete der theoretischen Medicin glänzend vertreten war, gleich eifrig in den naturwissenschaftlichen, den propädeutisch-medicinischen und den klinischen Fächern. Als Lehrer, von denen er gelernt, führt er Kölliker, Leydig, Heinrich Müller und Virchow an. Auch war er einige Semester Assistenzarzt in der psychiatrischen Abteilung der inneren Klinik von Marcus. Aus seiner Studentenzeit stammen bereits drei selbständige anatomische Arbeiten, die eine über den Schädel des Axolotl, gemeinsam mit Nic. Friedreich ausgeführt, die beiden andern über die Tasthaare. Die Doctordissertation handelte über die Entwicklung der Wegschnecke (*Limax*); in der Promotionsrede über die Variabilität der Organismen, insbesondere der Pflanzen, vertrat er Anschauungen, welche sich im Geiste der später veröffentlichten Darwins bewegten.

Das Jahr 1851 führte ihn zu einer Studienreise an die Nordsee; auf dem Wege dahin besucht er den größten der damals lebenden Biologen, Johannes Müller in Berlin. 1852 und 1853 verweilt er mit Kölliker und Heinrich Müller in gemeinsamer Untersuchung der Meeresfauna in Messina, von da auch andre Gegenden Italiens kennen lernend. Die Frucht der dort begonnenen Forschungen und Sammlungen ist die umfangreiche Habilitationsschrift »Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung der Medusen und Polypen«

Digitized by Google

1854, und eine große Reihe von Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik Wirbelloser aus den Abteilungen der Scheibenquallen, Schwimmpolypen, Polypen, Würmer, Krustentiere, Weichtiere und Manteltiere, die in den Jahren 1852—1855 erschienen. Namentlich die Monographien über die Schwimmpolypen (Siphonophoren) 1854, und die Pteropoden und Heteropoden 1855, gewannen dem jungen Forscher bald ein wohlverdientes Ansehen.

Im Jahre 1855 wird er nach Jena berufen, zuerst als Professor extraordinarius der Zoologie, dann 1858 nach dem Tode Huschkes als Ordinarius der Anatomie und Zoologie. Auf die Übernahme des physiologischen Lehramtes, das danach A. v. Bezold übertragen wurde, verzichtete er im wohlverstandenen Interesse der Weiterentwicklung der drei Wissensgebiete. Später, 1862, gab er auch die Zoologie an Ernst Haeckel ab und concentrierte sich auf die menschliche und vergleichende Anatomie und die Entwicklungsgeschichte. Mit beiden Kollegen verbanden ihn freundschaftlichste Beziehungen. Das Verhältnis zu Haeckel gestaltete sich zugleich bedeutungsvoll für die Wissenschaft. Haeckel hat wiederholt und in besonders feierlicher Weise im Vorwort zur Generellen Morphologie bekundet, welcher geistige Austausch zwischen Gegenbaur und ihm bestand und wie viel er dem älteren Freunde und Lehrer hierbei verdankte. Unter den sonst befreundeten Jenenser Collegen treten namentlich Kuno Fischer, Wilhelm Müller, sowie die Kliniker Gerhardt und Bernhard Schultze hervor.

Das kurze Glück der 1863 geschlossenen ersten Ehe mit Anna Margarethe Emma, geb. Streng, endete bereits nach 1 Jahre, nachdem ihm die geliebte Frau eine Tochter Emma geschenkt. Nach Jahren einsamen Arbeitens vermählte er sich 1869 wieder, mit Ida, geb. Arnold, und begründete damit ein erst mit seinem Tode geendetes Familienglück, dem eine Tochter Elsa und ein Sohn Friedrich entsprossen.

In der Jenenser Periode bezeichnet das Jahr 1861 einen Wendepunkt in Gegenbaurs Arbeiten. Die ersten 6 Jahre fördern seine berühmt gewordenen Untersuchungen und Monographien über Wirbellose, insbesondere Infusorien, Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren, Würmer (*Sagitta*), Krustentiere (*Phyllosoma*, *Sapphirina*, *Limulus*), Ascidien; seine Professoralrede behandelt die allgemeinere Frage der Grenzen und Verschiedenheiten der Tiere und Pflanzen. Im Jahre 1859 erscheint die Vergleichende Anatomie, welche in ihrer gleichmäßigen Behandlung Wirbelloser und Wirbeltiere zugleich die

Digitized by Google

anatomischen Untersuchungen über letztere inauguriert. Diese treten jetzt in den Vordergrund und beherrschen seine Arbeiten bis zu seinem Lebensende. Eine reiche Fülle entwicklungsgeschichtlicher (Eibildung 1861, 1864 usw.), histologischer und histogenetischer Arbeiten (Drüsenzellen, mehrere Arbeiten über Knochengewebe und Knochenbildung, Skeletgewebe) und vor allem umfassender morphologischer Untersuchungen über die verschiedensten Teile des Wirbeltierleibes, vor allem über das Kopfskelet (drei Monographien über die Wirbelsäule 1862—1867, mehrere Untersuchungen über das Kopfskelet, insbesondere das fundamentale Werk über das Kopfskelet der Selachier 1872, zahlreiche Veröffentlichungen über das Gliedmaßenskelet 1863—1873, vornehmlich die beiden Monographien über Carpus und Tarsus 1864 und den Schultergürtel der Wirbeltiere nebst Brustflosse der Fische 1865, Becken, Archipterygium usw. usw.), dann über das Muskelsystem, Nervensystem (namentlich über die Kopfnerven des *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur »Wirbeltheorie des Schädels« 1871), Hautsystem (Milchdrüsenpapillen), Digestivsystem und Gefäßsystem (zwei Arbeiten über das Herz 1866) sind die Frucht dieser Jenenser Zeit. Dazu kommen drei neue Auflagen der vergleichenden Anatomie (1870, 1874, 1878), die von 1870 fast ein neues Werk, und seit 1864—1873 die Herausgabe der Jenaischen Zeitschrift, deren Bände aus diesen Jahren vollständig vergriffen sind. Das begründet seinen Weltruf in vergleichender Anatomie; nach Joh. Müllers Tode gilt er mit Thomas Huxley als erster lebender Vertreter dieser Wissenschaft. Zahlreiche Schüler, u. A. Th. W. Engelmann, N. v. Miklucho-Maclay, H. Fol, M. Fürbringer, A. Vrolik, B. Vetter, F. Frenkel, G. v. Koch, G. Ruge, Oscar und Richard Hertwig, Solger, haben bei ihm gelernt und geholfen, seine Lehre weiter zu verbreiten.

Gegenbaur hat sich in Jena wohl gefühlt und seine Dankbarkeit gegenüber dieser seiner »hohen Schule«, wie er es gern nannte, Ausdruck verliehen. Er hat auch von dort aus den an ihn ergangenen Ruf nach Straßburg abgelehnt. Dem nach Heidelberg, als Nachfolger von Friedrich Arnold, ist er im Jahre 1873 gefolgt.

Er fand hier anfangs nicht alles so, wie er es wünschte. Aber seine Energie vollbrachte manches, und über sonst nicht zu Erreichendes hob ihn seine höhere Lebensanschauung hinweg. Eine glänzende Berufung an die Universität Amsterdam lehnte er ab. In seinem Hause ward ihm volles Glück; auch der Verkehr mit Freunden und gleichgesinnten Collegen, wie N. Friedreich, Friedrich und

Digitized by Google

Julius Arnold, und vor allem der die reichste geistige Anregung darbietende und auf innigstem Verständnis beruhende Freundschaftsbund mit Kuno Fischer war ihm ein wertvoller Besitz. Seinen Prosektoren und Assistenten, wie seinen Schülern war er allezeit ein väterlicher Berater. Von ersteren seien B. Solger, M. Fürbringer, E. Calberla, G. Ruge, W. Pfitzner, F. Maurer, H. Klaatsch und E. Göppert angeführt. Der Schülerkreis wuchs. In seinem Laboratorium arbeiteten u. a. E. Rosenberg, G. Born, J. A. Palmén, A. C. Bernays, A. A. W. Hubrecht, J. Brock, M. v. Davidoff, W. B. Scott, W. Leche, J. E. V. Boas, H. Gadow, B. Grassi, M. Sagemehl, N. Goronowitsch, C. Hess, Fr. Meyer, H. R. Davies, H. K. Corning, O. E. Imhoff, C. Röse, O. Seydel, Schwink, L. Bayer, E. Schwalbe, H. Eggeling, S. Paulli, H. Engert. Eine weit größere Anzahl, die als Studenten nur seine Vorlesungen und Übungen besuchten oder die nur seine Werke studierten, hat danach in seinem Geiste gearbeitet.

Die in Jena begonnenen Arbeitsgebiete werden zu weiterer Vollendung geführt, neue in Angriff genommen. Speciell histologischen Fragen dienende Veröffentlichungen (z. B. über Purkinjesche Fäden 1877) treten zurück, aber in den morphologischen Arbeiten findet sich eine Fülle von mit Hilfe des Mikroskops gewonnenen Erkenntnissen. Das Kopfskelet wird in einigen kleineren Aufsätzen über Teile des Schädels der höheren Tiere (Canalis facialis, Nasenmuscheln, Lacrymale), dann aber in den größeren und bedeutungsvollen Abhandlungen über das Kopfskelet von *Alepocephalus rostratus* 1878, die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische 1887, und vor allem die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets 1887, behandelt. Die Arbeiten über das Gliedmaßenskelet betreffen teils speciellere Fragen (Ausschluß des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenks, Malleoli), teils führen sie in zahlreichen Publicationen (Morphologie der Gliedmaßen 1876, zur Gliedmaßenfrage 1879, Polydactylie 1880, 1888, Clavicula und Cleithrum 1895, namentlich aber Flossenskelet der Crossopterygier und Archipterygium der Fische 1894) die Gliedmaßentheorie weiter. Über das Muskelsystem handeln einige kleinere Untersuchungen (M. omohyoideus usw., M. flexor brevis pollicis usw., Rückenmuskeln), weniger treten diejenigen über das Nervensystem und die Sinnesorgane hervor. Die Arbeiten über das Integument betreffen einerseits die Morphologie des Nagels 1885, andererseits die Zitzen der Säugetiere 1875 und die Mammarorgane der Monotremen (1884 und namentlich 1886).

Digitized by Google

Von den Untersuchungen über das Darmsystem stehen neben einigen kleineren (Vorderdarm, Gaumenfalten, Abdominalporen, Cöcalanhänge am Mitteldarm) vornehmlich diejenigen über Unterzunge und Zunge (1884, 1886, 1894) und Epiglottis (1892) an Umfang und Bedeutung voran. Auch das Gefäßsystem wird nicht vernachlässigt (Einmündung der Lungenvene in die obere Hohlvene, Conus arteriosus). In allgemeineren Aufsätzen (Stellung und Bedeutung der Morphologie 1875, Über Cänogenese 1888, Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet 1889) wird die Methode der Forschung behandelt; auch über die anatomische Nomenklatur hat er sich ausgesprochen (1898). Dazu kommen zahlreiche Besprechungen anderer Arbeiten und Bücher, die sich natürlich nicht auf das bloße Referieren beschränken; diejenige über Goettes Entwicklungsgeschichte der Unke 1876 z. B. enthält eine Fülle materieller Angaben über das Skeletsystem.

In die Heidelberger Zeit fällt die in vielen Auflagen und Übersetzungen erschienene Anatomie des Menschen (1. Aufl. 1883, 7. Aufl. 1899), die allenthalben von der genetischen Methode seines Vorgängers Fr. Arnold durchdrungen ist, aber zugleich die Entwicklungsvorgänge in lebendiger Wechselbeziehung zum physiologischen Causalnexus behandelt und auf breiter vergleichender Grundlage aufbaut; auch eine ganz originelle, an neuen Würdigungen reiche Darstellung der Geschichte der Anatomie findet sich daselbst. Dann die große zweibändige Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen (1898, 1901), nach dem unvollkommenen Stande unserer Kenntnisse und nach den von ihm in dem Vorwort ausgesprochenen Grundsätzen keine vollständige und gleichmäßige Darstellung darbietend, aber hinsichtlich des geistigen Gehaltes nach meiner Ansicht sein größtes Werk. Endlich die Herausgabe des von ihm begründeten Morphologischen Jahrbuchs, das unter seiner Leitung in 29 Bänden erschien.

Zunehmende und durch die übermäßige geistige Arbeit beschleunigte Altersbeschwerden veranlaßten ihn im 74. Jahre sein Lehramt niederzulegen, nicht um zu ruhen, sondern um ungestört weitere Arbeit zu tun. Eine umfassende Geschichte der Anatomie war geplant und das dazu gehörige Material gesammelt. Die weitere Abnahme der Kräfte machten die Ausführung dieser Pläne zur Unmöglichkeit. Mit einer kurzen Selbstbiographie »Erlebtes und Erstrebtes«, die zahlreiche Feinheiten und Vorzüge enthält, in manchem, namentlich gegen das Ende, aber leider im Zeichen des

Digitized by Google

Alters steht, nahm er vom Leser Abschied und lebte dann unter zunehmenden Leiden, die er als Held trug, und unausgesetztem regen Interesse für Literatur und Tagesfragen bis zum 14. Juni 1903, wo ihn, den 77jährigen, ein sanfter Tod erlöste. Er hatte in nachgelassenen Schreiben gebeten, von jedem Feiern seiner Persönlichkeit abzusehen; dennoch gestaltete sich sein Begräbnis am 18. Juni zu einer ergreifenden Kundgebung der Liebe, Dankbarkeit und Verehrung. Seine irdischen Überreste ruhen auf dem Heidelberger Friedhofe.

Carl Gegenbaur ist gleich bedeutend als forschender Gelehrter, als Lehrer und als Mensch.

Worauf gründet sich seine Berühmtheit und sein maßgebender Einfluß als Forscher?

Er hat eine Fülle zum Teil sehr umfangreicher Arbeiten geschrieben, welche die verschiedensten Gebiete aus der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen und Wirbeltiere einschließlich des Menschen behandeln. Aber die Zeiten sind längst vorbei, wo diejenigen als Größte galten, deren Werke an materiellem Gewichte ihr Körpergewicht erreichten, wo die Berühmtheit durch die Zahl der Veröffentlichungen wie mit der Elle gemessen wurde. Es ist auch nicht bloß die Genauigkeit, Zuverlässigkeit und Vollständigkeit der Untersuchung, — ein anderes, viel höheres ist das Bestimmende.

Ich wähle aus seinen Arbeiten drei möglichst einfache Beispiele aus und will an denselben in verhältnismäßig populärer Darstellung versuchen, Ihnen den Geist seiner Arbeitsart zu kennzeichnen.

Eine seiner ersten Produktionen auf dem Gebiete der Wirbeltiere ist die kleine, wenig über einen Bogen lange Untersuchung über den Bau und die Entwicklung der Wirbeltiereier mit partieller Dotterteilung aus dem Jahre 1861. Diese Eier, zu denen u. a. auch die Vogeleier gehören, sind gegenüber anderen, die sich bei der Entwicklung völlig teilen, durch besondere Größe und eine bedeutende Anhäufung von Dotterkörnchen oder Dotterbläschen gekennzeichnet, welche dem heranwachsenden Embryo als Nahrung dienen. Seit Karl Ernst v. Baer, dem Begründer der modernen Entwicklungsgeschichte, und seit Th. Schwann, dem Begründer der Zellentheorie, nahm man an oder glaubte bewiesen zu haben, daß diese großen Eier nicht einer einfachen Zelle, sondern einem Multiplum von

Digitized by Google

Zellen entsprächen. Baer (1837) vertrat die Verschmelzung der ursprünglichen Eizelle mit den sie umgebenden kleineren Zellen, den sogenannten Follikelzellen, und ließ die Dotterelemente aus letzteren entstehen. Schwann (1839) betonte eine innere Zellvermehrung, wobei die Dotterteile als Zellen in der Eizelle betrachtet wurden. Eine große Anzahl der Anatomen und Physiologen der damaligen Zeit folgte, zum Teil auf Grund eigener genauerer Untersuchung, entweder dem Ersteren, so z. B. Heinrich Meckel v. Hemsbach 1852, Allen Thompson 1852—1855, Ecker 1851—1859, oder dem Letzteren, so Reichert 1840, Rud. Wagner 1842, Coste 1847—1859, Rud. Leuckart 1853, Samter 1853, Kölliker 1854, J. Clark 1858 u. A. Leuckart, Clark und Kölliker (1861) stellten zwar die große Eizelle der Vögel und Reptilien in der Hauptsache einer Zelle gleich; indem sie aber an ihr, unmittelbar innen der Dotterhaut anliegend, noch eine besondere Zellenschicht unterschieden, war das Ei nach ihnen doch ein Complex von Zellen. Das waren die herrschenden, von zahlreichen und zugleich den ersten Autoritäten auf dem Gebiete der Zellenlehre und Entwicklungsgeschichte vertretene Lehren. Nur Leydig (bei den Eiern der Rochen und Haien 1852) und Hoyer (1857) vertraten bestimmter die Einzelligkeit des Eies.

Da erschien Gegenbaurs Arbeit (1861), in welcher der jüngere Forscher, von einer vergleichenden Betrachtung der untereinander verwandten Wirbeltiereier ausgehend, für die kleinsten bis zu den größten übereinstimmend die Entwicklung aus einer einzigen primordialen Zelle und die Bildung der Dotterelemente als Protoplasmadifferenzierungen dieser Zelle nicht nur behauptete, sondern auch in gründlichen Untersuchungen an Vögeln, Reptilien aller Abteilungen und Knorpelfischen überzeugend, d. h. den Leser von heute überzeugend nachwies. Der Unbefangene könnte meinen, daß damit die ganze Frage im Gegenbaurschen Sinne entschieden und nun von Allen angenommen worden sei. Da kennt er die Gelehrten und die Professoren schlecht. Die sind ja zunächst immer anderer Meinung, und zudem war Gegenbaur Homo novus auf diesem Arbeitsgebiete. Der Gegenbaurschen Arbeit folgten bald viele andere, die durchweg zu von ihm abweichenden Resultaten gelangten und in verschiedenen Varianten an der mehrzelligen Entstehung der großen Eier und der Zellennatur der Dotterteile festhielten. Unter Anderen richtete Klebs 1863 lebhafte Angriffe auf Gegenbaurs »unhaltbare Theorie« und seine nur »unvollständig erkannten Tatsachen«, indem er in

Digitized by Google

eingehender Untersuchung sowohl die Zellennatur der Dotterelemente wie die Existenz eines Binnenepithels im Vogelei behauptete. His vertrat in mehreren großen und umfassenden Werken (namentlich 1868 und 1873) die complexe Natur des Vogel- und Fischeies und die Abstammung des Dotters aus in das Ei eingewanderten Follikel- oder Bindesubstanzzellen, wobei ihm der Nachweis von Nuclein im Dotter dessen Ableitung von kernhaltigen Gebilden sicher machte, und verband damit die weit ausschauende, von seinen Anhängern vielgefeierte Lehre vom Archiblast und Parablast. Waldeyer in seinem berühmt gewordenen Buche über den Eierstock und das Ei (1870) betonte bei aller Anerkennung von Gegenbaurs Arbeit seinen doch diametral von ihm abweichenden, auf Baerscher Grundlage befindlichen Standpunkt; so noch viele Andere, bis auf die neuesten Zeiten.

Gegenbaur hat nur einmal sehr wirksam auf Klebs' Angriff geantwortet (1864), im übrigen aber geschwiegen. Er hielt es für überflüssig, seine ihm gesichert erscheinenden Resultate wiederzukäuen, und wußte, daß seine Stunde kommen werde.

Und diese kam. Daß Haeckel ihm ohne Vorbehalt zustimmte und zugleich gegen His' Theorien wiederholt scharfen Widerspruch erhob, war nicht durchschlagend, denn Haeckels Parteinahme war vorwiegend theoretischer Natur. Aber zwei andere hervorragendste Embryologen, Ed. Van Beneden (1868) und Balfour (1880) schlossen sich Gegenbaur auf Grund eigener Untersuchungen an, ebenso Köl-liker (1879), nachdem ihm die genaue Arbeit seines Schülers Cramer über das Vogelei (1868) gezeigt hatte, daß nicht seine ursprünglichen, sondern daß Gegenbaurs Angaben und Auffassungen zu Recht beständen. His, der bereits 1882 seine Parablasttheorie erheblich modificiert hatte, gab 1900 seine Lehre vom Aufbau des Dotters endgültig auf, nachdem auch chemisch nachgewiesen worden war, daß das sogenannte Dotternuclein ein von dem echten Kernnuclein recht verschiedener Körper sei. Leicht ist es ihm nicht geworden, aber als ehrlicher, achtunggebietender Forscher hat er nach seinen eignen Worten »Opfer an Zeit und an älteren, lieb gewordenen Darstellungen nicht gescheut«. Und mit demselben Freimut verließ Waldeyer seinen früheren Standpunkt und schloß sich 1903 ausdrücklich und unumwunden Gegenbaur an. O. Hertwig hat denn auch in der historischen Einleitung zu seinem großen embryologischen Sammelwerk 1901 Gegenbaurs Arbeit vom Jahre 1861 als den Wendepunkt in dieser fundamentalen Frage der Zellen- und Entwicklungslehre bezeichnet.

Digitized by Google

Dieses Beispiel zeigt, wie genau und zielbewußt GEGENBAUR schon in seinen ersten Wirbeltieruntersuchungen arbeitete, wie sich seine vergleichende Methode als das Werkzeug erwies, das ihm gegenüber den höchsten Autoritäten den Sieg sicherte, — und daß es über 40 Jahre brauchte, ehe die von ihm vertretene ungemein einfache und jetzt fast selbstverständlich erscheinende Wahrheit zu allgemeiner Anerkennung gelangte.

Ein zweites, etwas complicierteres Beispiel entnehme ich der Lehre von den skeletbildenden Geweben. Schon seit langem ist bekannt, daß das knöcherne Skeletsystem nicht sofort als solches entsteht, sondern in der Entwicklungsgeschichte Vorstufen durchmacht, die man als eine früheste häutige oder bindegewebige und als eine darauffolgende knorpelige unterschieden hat; an die letztere schließt erst als dritte Entwicklungsstufe die Knochenbildung an. An vielen Stellen kann das Knorpelstadium übersprungen werden oder kommt nicht zur Ausbildung; dann entwickelt sich der Knochen aus Bindegewebe oder auf bindegewebiger Grundlage. Das Knorpelgewebe entsteht nach unserer jetzigen Kenntnis aus oder in dem embryonalen Bindegewebe in loco, meist durch direkte Umwandlung der jugendlichen Bildungszellen und ihrer Zwischensubstanz in Vorknorpel, dann Knorpel. Auch ein anderes Gewebe, das sogenannte Chordagewebe, kann in ähnlicher Weise der Vorläufer des Knorpelgewebes sein. Anders das Knochengewebe. Dieses entwickelt sich nur in selteneren Vorkommnissen durch direkte Umwandlung in loco aus Bindegewebe oder Knorpelgewebe; dies ist die sogenannte metaplastische Ossification oder Knochenbildung. Weitaus in den meisten Fällen tritt es als etwas Neues, aus anderer Quelle Stammendes im Bereiche des vorhandenen Binde- oder Knorpelgewebes auf; dies ist die sogenannte neoplastische Knochenbildung.

Das ist ein in den elementarsten Büchern zu lesendes Wissen. Aber nicht mit einem Schlage ist man dahin gelangt. Viele Forscher haben hier gearbeitet; GEGENBAUR nimmt unter ihnen eine der vornehmsten Stellen ein. Seine ersten bahnbrechenden Veröffentlichungen auf diesem Gebiete datieren aus den Jahren 1864 und 1866; aber auch später bis in seinen letzten Werken ist er auf dieses Arbeitsgebiet, mit immer höher strebenden Gesichtspunkten, mit besonderer Vorliebe zurückgekommen und hat einige seiner Schüler (VROLIK, OSKAR HERTWIG, BROCK, SAGEMEHL u. A.) zu Untersuchungen angeregt.

Die sehr interessanten Fragen der Knorpelbildung und der

Digitized by Google

metaplastischen Knochenbildung, an denen GEGENBAUR auch nicht geringen Anteil besitzt, mögen hier unbesprochen bleiben. Nur von der neoplastischen Ossification sei einiges mitgeteilt. Die allgemeinen Grundrisse derselben waren schon vor GEGENBAUR von SHARPEY (1846), KÖLLIKER (1849 und f. J.), BRUCH (1852, 1854), VIRCHOW (1853), BAUR (1857), HEINRICH MÜLLER (1857—1863) u. A. erkannt worden. Man hatte gefunden, daß der neue Knochen entweder innerhalb des Knorpels endochondral oder enchondral entstehen könne, und nannte dies primären oder primordialen Knochen, oder perichondral auf dem Knorpel oder im Bindegewebe, und nannte dies secundären oder Deckknochen.

Der enchondralen Knochenbildung gehen eine Anzahl Veränderungen des Knorpels voraus: er wird von Blutgefäßen durchsetzt, seine Zellen vermehren und gruppieren sich in Reihen, werden auf Kosten ihrer Zwischensubstanz größer und zerfallen endlich, wobei an ihre Stelle die sogenannten Mark- oder Bildungszellen treten, durch deren Vermittelung die Bildung der Knochensubstanz geschieht.

Was bedeuten die Blutgefäße im Knorpel? Wie entstehen die Markzellen und wie verhalten sie sich zum jungen Knochen?

Die herrschende Lehre vor GEGENBAUR war die, daß die Markzellen den Knorpelzellen ihr Dasein verdanken. HEINRICH MÜLLER, der damals genaueste und am meisten anerkannte Untersucher auf diesem Gebiete, hatte ähnlich wie VIRCHOW die Entstehung der Markzellen aus den vergrößerten Knorpelzellen betont und ferner den jungen Knochen aus ihnen abgeleitet, ohne jedoch über diese Bildung ganz Bestimmtes und Genaueres mitteilen zu können.

Hier setzt GEGENBAURS Arbeit ein. Seine ersten Untersuchungen zeigten, daß die Gefäße von außen, von dem den Knorpel umhüllenden Bindegewebe her in denselben einsprossen und zugleich die sogenannten Markzellen mit sich führen und im Knorpel ablagern. Diese sind somit nichts aus Knorpelzellen Hervorgehendes, sondern eine ganz neue, dem Knorpel feindliche und ihn zerstörende Invasion. Und zugleich lieferten diese Untersuchungen die detaillierten Nachweise, in welcher Weise aus diesen sogenannten Markzellen der Knochen hervorgehe. GEGENBAUR bezeichnete sie daher auch als Wesen specifischer Art mit dem Namen Knochenbildner, Osteoblasten.

Aber auch die perichondrale bezw. die Deckknochenbildung wurde von ihm genauer untersucht und durch eine gedankenreiche

Digitized by Google

Auswahl der Untersuchungsobjekte mit der enchondralen Verknöcherung in Zusammenhang gebracht. Dieser perichondrale Knochen entsteht in oberflächlicher Lage, weil die Osteoblasten nicht in den Knorpel eindringen, sondern auf ihm bezw. im oberflächlichen Bindegewebe liegen bleibend, ihre knochenbildende Tätigkeit mehr in loco ausüben. Und die vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Schädel der niederen Tiere zeigte ihm zugleich, wie diese oberflächliche Knochenbildung auf dem knorpeligen bezw. knorpelig-bindegewebigen Primordialschädel überhaupt den Ausgang der Schädelverknöcherung bildet, wie die anfangs dünn und locker dem Knorpel nur auflagernden Knochenplatten nach und nach dicker werden und mit ihren tiefsten, aus jugendlichen Markzellen bestehenden Lagen sich in den Knorpel einsenken, ihn mehr und mehr anfressend, zerstörend und an seine Stelle tretend, wie diese tieferen Lagen sich dann zu Knochen ausbilden und wie schließlich in den höchsten Stufen der Knochengenese der ursprünglich oberflächlich begonnene Ossificationsproceß sich in der Tiefe des Knorpels, enchondral, localisiert.

Die vergleichende Anatomie bildete somit den Schlüssel für das Verständnis der histogenetischen Vorgänge. Was man früher in Verkennung der wahren Bildungsgeschichte als secundären Knochen bezeichnet hatte, erwies sich durch GEGENBAURS Untersuchungen als das Primäre, was bisher primär oder primordial geheißen, das ist in Wirklichkeit das Secundäre. Merkwürdigerweise, und doch wieder kennzeichnend für das unvollkommene Eindringen der Wahrheit, werden die Termini »primär« und »secundär« zum Teil noch bis auf den heutigen Tag in manchen embryologischen und histologischen Büchern in dem alten verkehrten Sinne gebraucht.

GEGENBAUR hat indessen bezüglich der speciell histogenetischen Untersuchung bereits einen Vorgänger. LOVÉN ist es, der, nach seiner Doctordissertation zu schließen, bereits im Jahre 1863 die Einwucherung der enchondralen Knochenbildner richtig erkannt hat. Allein diese schwedisch geschriebene und der Abbildungen entbehrende, übrigens vortreffliche Schrift, die nach dem Zeugnis KÖLLIKERS in Deutschland bis zum Jahre 1872 gänzlich unbekannt geblieben ist, hält sich lediglich an das eng umgrenzte Gebiet der reinen Ontogenese, kann sonach mit GEGENBAURS umfassender und vertiefter Behandlung des Stoffes nicht verglichen werden.

Aber GEGENBAUR blieb nicht bei seinen ersten Befunden aus den 60er Jahren stehen. Kaum sind die ersten Fragen beantwortet,

Digitized by Google

so sprossen neue von höherem Range in diesem kühnen und fruchtbaren Geiste auf. Woher stammen diese zuerst oberflächlich in dem das primordiale Skelet umhüllenden Bindegewebe auftretenden Knochenbildner? Die Antwort gibt ihm 1870 das Integument, die äußere Körperbedeckung der niederen Fische. Bei diesen, speziell den Haien und Rochen, bleibt das Skelet zeitlebens knorpelig, aber die Haut trägt kleine Stacheln und Zähnchen, welche ihr Schutz gegen feindliche Angriffe geben und nach Entstehung und feinerem Bau in allem Wesentlichen dem Knochengewebe und dem ihm verwandten Zahngewebe gleichen. Diese Hautzähnchen vergrößern sich an den exponiertesten und des Schutzes am meisten bedürftigen Stellen, insbesondere am Kopfe, zu größeren Knochenplatten, die bei den höheren Fischen und den Amphibien allmählich unter die Haut rücken und nun dem knorpeligen Schädel direkt aufliegende Knochenplatten bilden. Mit der Einstülpung des Mundes gelangen solche Zähnchen auch in die Mundöffnung, vergrößern sich dort zu den daselbst befindlichen Zähnen und bilden auch von hier aus Knochenplatten, welche die Basis des Knorpelcraniums zunächst von unten bekleiden. Und nun beginnt, von den zwei Quellen her, von oben und von unten, das Eindringen des Knochens in den cranialen Knorpel, der, wie schon oben angegeben, mehr und mehr von dem Knochen ersetzt wird.

So entfaltet sich vor unseren Augen ein umfassender Entwicklungsgang, ein großartiges Stück lebendiger Bildungs- und Kampfesgeschichte, die zugleich unsere Vorgeschichte ist: wie der Körper unserer frühen Vorfahren zunächst nur einen unvollkommenen Stützapparat zur Ausbildung brachte, das Bindegewebsskelet; wie dann ein neues leistungsfähigeres Element, das Knorpelskelet, zur Entwicklung kam; und wie endlich ein — zuerst ganz oberflächlich und entfernt vom alten Skelet von der Außenwelt herangezüchteter — Schutzapparat von noch größerer Resistenz entsteht, der nach und nach sich mit dem Bindegewebs- und Knorpelskelet verbindet, dasselbe stützend und kräftigend, dann aber die Waffen gegen es kehrend und es vernichtend. Ähnliche Entwicklungsgänge weist auch die Weltgeschichte in großer Zahl auf. Auf das eine Volk ist das andere gefolgt; von außen kommende Eindringlinge wurden oft zunächst als Schutzwachen der alten Dynastien verwendet, bis sie schließlich zu feindlichen Gewalten auswuchsen und im Kampfe ums Dasein die alten morsch gewordenen Reiche durch ihre größere Daseinsberechtigung ersetzten. Man könnte diesen Vergleich weit ins Detail durchführen.

Digitized by Google

Was ich Ihnen hier mitgeteilt, ist ja nur ein ganz roher und äußerst abgekürzter Auszug. In den Originalabhandlungen GEGENBAURS ist alles bis ins feinste durchdacht, nach den verschiedensten Seiten erwogen und mit allen Mitteln, welche vergleichende Anatomie, vergleichende Entwicklungsgeschichte und Paläontologie an die Hand geben, beleuchtet und bewiesen. Da herrscht eine Folgerichtigkeit, eine Notwendigkeit und eine Combination der Arbeitsmethoden, wie ich sie in den Werken anderer Morphologen nicht wieder gefunden habe. Und überall blüht es an neuen Ideen. Als ich als junger Assistent GEGENBAURS zuerst an das zusammenhängende Studium dieser Arbeiten kam, da versank so zu sagen die übrige Welt vor mir. Und Anderen, die diese Untersuchungen im Original gelesen haben, wird es ähnlich ergangen sein. Wer sie noch nicht kennen gelernt, dem stehen noch glückliche und erhebende Stunden bevor.

Diese Untersuchungen haben im Anfange eine verschiedene Beurteilung gefunden. Einzelne Forscher, wie LIEBERKÜHN und ROBIN, hielten noch an der alten Vorstellung der direkten Umbildung des Knorpels in Knochen fest; WALDEYER war schon 1865 selbständig zu ähnlichen Ergebnissen wie GEGENBAUR gekommen, wobei die zwischen Beiden bestehende Differenz hinsichtlich der Abscheidung der Zwischensubstanz seitens der Osteoblasten sich mehr als eine begriffliche, weniger als eine sachliche erwies; viele Autoren, KUTSCHIN, ROLLETT, LEVSCHIN, STIEDA, STRELZOFF, KÖLLIKER u. A. bestätigten bereits im Anfang der 70er Jahre die neuen Befunde. So konnte das rein Descriptive von LOVÉNS und GEGENBAURS histogenetischen Untersuchungen verhältnismäßig schnell als gesicherte Wahrheit gelten. Und wunderbar in der Tat sind in diesem Kapitel anatomischer Forschung die Wandlungen. Im Jahre 1837 hatte JOHANNES MÜLLER in seiner Physiologie gesagt: »Daß die Knochensubstanz durch die Beinhaut gebildet werde, diese Vorstellung halte ich für eine des jetzigen Zustandes der Physiologie unwürdige Barbarei«, — und nun war nachgewiesen, daß, abgesehen von den wenigen metaplastischen Ossificationen, alle Knochensubstanz von der Beinhaut kommt.

Um die umfassenden vergleichenden Entwicklungsvorgänge, die GEGENBAUR durch seine Untersuchungen erschlossen und die erst den Schlüssel zum causalen Verständnis, zur Erkenntnis der Osteogenese bilden, kümmerte man sich weniger. Der Mehrzahl der Menschen genügt es, in der Wissenschaft gesicherte Einzelbefunde,

Digitized by Google

einzelne Geldstücke einzuheimsen; ihre Verbindung zum wahren Wissen, zum wirklichen Vermögen kommt ihnen erst an zweiter Stelle. So ist man zumeist an dem Besten dieser Forschungen mit einer respektvollen Verbeugung vorbeigelaufen. KÖLLIKER hat noch in der letzten Auflage seiner Gewebelehre 1889 als »überraschend« bezeichnet, was nach GEGENBAURS Untersuchungen aus dem Jahre 1866 selbstverständlich und notwendig war. Es ist der gleiche Unterschied, wie zwischen naiver und sentimentalischer Dichtung. Dort die naive Untersuchung, die jeden Einzelfund für sich nimmt, sich an ihm erfreut und zugleich durch das nicht Erwartete überrascht wird, hier die zielbewußte, umfassende und immer im ursächlichen Zusammenhange arbeitende Forschungsmethode, für die es natürlich Überraschungen von solcher Art nicht gibt.

Zuletzt noch hat GEGENBAUR in seiner Vergleichenden Anatomie vom Jahre 1898 großartige Ausblicke getan und seine Probleme formuliert, an denen sich auch Einzelne (KLAATSCH, KUPFFER u. A.), zunächst noch mit unzureichenden Methoden, versucht haben. Diese Versuche einer Lösung konnten leicht zurückgewiesen werden. Die Probleme aber bleiben bestehen, bis eine vollkommenere Forschung sie zur Lösung bringen mag, und weisen auf den Mann zurück, der hier neue Bahn brach und der Forschung eine neue Welt eröffnete.

Und nun ein drittes und letztes Beispiel. Es betrifft die Schädeltheorie. Sie Alle wissen, wie GOETHE in der Mitte der 80er Jahre des 18. Jahrhunderts bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über den Zwischenkiefer auf den Gedanken kam, daß der Schädel aus einer Anzahl fest miteinander verbundener Knochenwirbel aufgebaut sei, und wie die Betrachtung des Schafschädels auf dem Judenkirchhofe in Venedig, des berühmtesten aller Schafschädel der Welt, ihn seine Schädeltheorie auch auf die Gesichtsknochen ausdehnen ließ. Der kurzen Darstellung in den Annalen zu 1790 folgte sehr viel später die genauere Beschreibung in der Morphologie 1823. GOETHE ist bekanntlich nicht der einzige Geburtshelfer der Schädeltheorie. Bald nach seiner ersten Conception veröffentlichte J. B. FRANK (1792) seine Vergleichung des Schädels mit einem Wirbel, und mehrere Jahre darauf, ohne Kenntnis der GOETHEschen und FRANKschen Ideen, gab LORENZ OKEN 1807 sein bekanntes Programm über die Bedeutung der Schädelknochen heraus, in welchem die Hypothese von der Zusammensetzung des Schädels aus mehreren knöchernen Wirbeln zum weitesten und kühnsten Ausdruck gelangte. Ihnen folgten

Digitized by Google

zahlreiche Naturforscher, wie Duméril, Spix, Ulrich, Bojanus, Blainville, Ét. Geoffroy St. Hilaire, C. G. Carus, Dugès u. v. A.; ein Rausch der Begeisterung durchflog in den ersten Decennien des 19. Jahrhunderts Deutschland, Frankreich und England. Aber es handelte sich nicht um einen bloßen Rausch unter der Suggestion von Goethes und Okens Ideen, sondern allenthalben regte sich auch das ernste Streben, durch ausgedehnte Untersuchungen der neuen Theorie weiteren Ausbau und sichere Fundierung zu geben. Selbst Richard Owen, einer der verdientesten Anatomen und Paläontologen, war 1848 und selbst später noch ganz im Banne dieser Richtung. Aber je mehr Arbeiten erschienen, um so größer wurden die Divergenzen; 1, 3, 4, 5 Wirbel wurden von den verschiedenen Autoren aufgestellt, und selbst über die Zugehörigkeit des gleichen Schädelknochens bei demselben Tiere gingen die Anschauungen erheblich auseinander. Vergleichende Anatomen von nüchterner Auffassung und von umfassendem Wissen, wie G. Cuvier in seinen zahlreichen Werken, J. Fr. Meckel, Hallmann, Köstlin, Stannius u. A. zeigten sich daher auch dem naturphilosophischen Überschwang gegenüber recht skeptisch oder ließen von der Schädeltheorie nur einen bescheidenen Teil gelten. Das war eine verdienstliche Negation; aber etwas Besseres, Positives vermochten sie nicht an ihre Stelle zu setzen. Die Reformation begann aus den Reihen der Embryologen. Forscher wie Arendt (1822), K. E. von Baer (1826), Rathke (1832, 1839), Dugès (1834), Reichert (1836—1838), Jacobson (1842), Spöndli (1846) u. A. fanden, daß dem aus vielen wirbelähnlich angeordneten Knochen zusammengesetzten Schädel der niederen und höheren Wirbeltiere in der Entwicklung ein einheitliches knorpeliges oder knorpelig-bindegewebiges Schädelstadium, das schon oben erwähnte sogenannte Primordialcranium, vorausgehe; und Johannes Müller, Stannius, Bergmann, dann auch Owen stimmten dem bei. Kölliker faßte in seinem bekannten Berichte aus dem Jahre 1849 die bisherige Lehre von der Genese des Schädels der Wirbeltiere zusammen.

Damit waren die Materialien gegeben, die in Huxleys Hand die definitive Wendung herbeiführen sollten. In zwei unvergänglichen Arbeiten aus den Jahren 1858 (On the Theory of the Vertebrate Skull) und 1864 (14. Vorlesung der Lectures on the Elements of Comparative Anatomy) wies dieser scharfsinnige und klare Kopf, der zugleich ein großes auf eigenen Beobachtungen beruhendes Wissen in sich trug, eingehend und überzeugend nach, daß fast alle

Digitized by Google

diejenigen Knochen, welche von den Schädeltheorien als integrierende wirbelartige Teile des Schädels aufgestellt worden waren, etwas ganz Secundäres und im Anfang gar nicht regelmäßig Auftretendes und ganz heterogen Entstehendes seien, daß aber das einheitliche Primordialcranium den wahren Ausgang für die Schädelgenese bilde.

Damit war die alte GOETHE-OKENsche Schädeltheorie gestürzt. Von genialen Männern zielbewußt ins Leben gerufen, hatte sie jahrelang fruchtbar gewirkt; auf einer falschen Basis aufgebaut, mußte sie schließlich fallen. Daß GEGENBAUR durch seine bereits beim zweiten Beispiel besprochene Arbeit aus dem Jahre 1866 der HUXLEYschen Lehre eine sehr wichtige Bestätigung und einen weiteren Ausbau gab, bedarf keiner besonderen Ausführung.

Aber GEGENBAUR ging weiter. Und nun kommt es zu einem Schritte, den ich für den größten in der ganzen Geschichte von der Schädelforschung halte, und ich denke, nicht ich allein. Im Jahre 1870 erscheint die neue Auflage der Vergleichenden Anatomie, 1871 die Abhandlung über die Kopfnerven des *Hexanchus*, 1872 die große Monographie über das Kopfskelet der Selachier. Die Selachier, welche die Haien und Rochen umfassen, sind tiefstehende Fische, deren einheitlicher Schädel, sowie die ihm zum Teil ventral anhängenden, zum Teil hinter ihm liegenden Kiefer- und Kiemenbogen zeitlebens aus Knorpel bestehen, also zeitlebens auf primordialem Stadium verharren, während die ersten Anlagen des Knochengewebes noch entfernt vom Skelet in der Haut, in den schon oben geschilderten Hautzähnchen und Mundzähnen, sich finden. Günstigere Objekte für die Ausgänge der Schädelforschung konnten somit gar nicht ausgewählt werden, und GEGENBAUR hat sie reichlich ausgenutzt. *Hexanchus* ist ein Haifisch, der zu den tiefsten dieser Abteilung gehört. Das eingehende Studium dieser Geschöpfe zeigte nun, daß hier ein zwar einheitliches Knorpelcranium im HUXLEYschen Sinne vorliegt, daß dasselbe aber seitlich von einer (in bestimmter Anordnung aufeinanderfolgenden) Reihe von Löchern durchsetzt ist, durch welche aus dem Gehirn entspringende Nerven austreten, um sich an der Außenfläche des Schädels und — das ist der springende Punkt — an den beweglich mit ihm verbundenen Visceralbogen (Kiefer- und Kiemenbogen) und deren Weichteilen in gesetzmäßiger Weise zu verbreiten. Und diese Durchtritte und Verbreitungsweisen erinnern zum Teil recht lebhaft an das Verhalten der auf die Gehirnnerven folgenden Rückenmarks- oder Spinalnerven, die in langer Reihe zwischen je zwei Rumpfwirbeln austreten. Das Spinalartige

Digitized by Google

dieser Gehirnnerven war denn auch früher von verschiedenen Anatomen erkannt und veröffentlicht worden, einzelnes davon schon am Ende des 18. Jahrhunderts von PROCHASKA und SÖMMERRING, durchgreifenderes von JOHANNES MÜLLER in der berühmten Vergleichenden Anatomie der Myxinoiden (1840) und von STANNIUS in dem peripherischen Nervensystem der Fische (1849), dieser Fundgrube gründlicher und gediegener Arbeit. Diese Autoren hatten aber keine weiteren Consequenzen daraus gezogen. Das tat GEGENBAUR, und es war das Ei des COLUMBUS, als er erklärte, daß das Primordialcranium jetzt zwar als einheitliches Gebilde auftrete, daß es aber als Multiplum von recht vielen, einheitlich zusammengeflossenen primordialen Schädelwirbeln anzusprechen sei.

Also eine neue Wirbeltheorie des Schädels, jedoch auf ganz anderer, primordialer Grundlage, als die alte begrabene von den Knochenwirbeln des Kopfes. Sie benutzte zum Teil frühere Kenntnisse — etwa in der Art, wie SHAKESPEARE seine Dramen und Lustspiele auf Grundlage magerer historischer Überlieferungen, alter Novellen und früherer Theaterstücke neu entstehen ließ —; zum ganz Überwiegenden ruht sie auf eigener, gründlicher und umfassendster Untersuchung.

Warum aber verschmolzen die Schädelwirbel zu einem Continuum? Warum blieben sie nicht getrennt wie ihre Anhänge, die Visceralbogen, oder wie die freien Wirbel der Wirbelsäule?

Die freien Wirbel sind mit Muskeln verbunden, die sie gegeneinander bewegen; und die hierdurch bedingten Bewegungen des Rumpfes sind im Anfange, bevor die paarigen Gliedmaßen besser ausgebildet und functionell wirksam sind, die Hauptfactoren der Ortsbewegung. Hier muß somit die Gliederung bestehen bleiben. Ebenso dienen die Visceralbogen der Nahrungsaufnahme und der Atmung; sie würden ihre Aufgabe nicht erfüllen können, wenn sie nicht frei und beweglich wären und durch Muskeln regiert würden. Beim Schädel dagegen existieren andere ursächliche Verhältnisse. Als vorderster Teil des Körpers bedarf der Kopf einer größeren Festigkeit. Da er bei der Vorwärtsbewegung des Tieres zuerst in neue unbekannte Regionen kommt, so braucht er auch höher entwickelte Sinnesorgane, Organe zum Riechen, Sehen, Hören, die ihn rechtzeitig mit der neuen Umgebung bekannt machen und damit zugleich vor Gefahren schützen. Er bedarf aber auch für den Kampf mit feindlichen Tieren und zur Nahrungsaufnahme Waffen; dies sind die bezahnten Kiefer, welche aus früheren schwächeren

Digitized by Google

Kiemenbogen hervorgehen und durch vorwiegend vom Cranium entspringende und von Gehirnnerven versorgte kräftige Muskeln bewegt werden. Die Sinnesorgane müssen eine sie schützende Umgebung haben, die Muskeln der Kiefer müssen in größerer Ausdehnung vom Schädel ausgehen. Diese beiderlei Gebilde sind es zugleich, durch deren höhere Entwicklung und Association eine höhere und voluminösere Ausbildung des im Schädel liegenden Gehirns bewirkt wird. Und dieses edelste und notwendigste Organ muß um so mehr geschützt werden, eine je höhere Stufe es erreicht. Alles dies wird bewirkt durch die besonders solide Gestaltung des cranialen Wirbelcomplexes. So wirkt alles convergierend zum Aufbau des einheitlichen, aber aus ursprünglich getrennten Wirbeln bestehenden Primordialcraniums zusammen.

Das sind die Grundzüge von Gegenbaurs Schädeltheorie, wieder nur in den allergröbsten Umrissen angedeutet. Es ist klar, daß man von Werken, die mehrere hundert in der concentrierten Weise eines Gegenbaur geschriebene Seiten umfassen und die sich an ein fachmännisches Publikum wenden, in einigen Minuten nur eine ganz dürftige Analyse geben kann. Man muß ihn selbst lesen, wiederholt und sehr aufmerksam lesen, um die Fülle der Ideen, die unzähligen Feinheiten der Beobachtung, die Causalität und das Leben der Entwicklungsgänge, die Notwendigkeit der Correlationen zwischen Hart- und Weichgebilden und das Schlagende der Beweisführung kennen zu lernen.

Nicht nur die neue Schädeltheorie an sich, sondern die ganze Art, wie er sie zur Entwicklung gebracht hatte, erwies sich als eine neue Epoche für die morphologische Wissenschaft. Schon daß er die Selachier der Untersuchung gewonnen hat, war die Entdeckung eines Genies und eine systematische Tat von eminenter Tragweite. Auch Johannes Müller hatte als Ausgang für seine Untersuchungen niedere Knorpelfische gewählt, die Myxinoiden, die sogar noch tiefer als die Selachier stehen, und hatte von diesen weitgehende Aufklärungen für die Morphologie der höheren Vertebraten erhofft. Diese Hoffnung war getäuscht worden, denn die Myxinoiden zeigen zufolge ihrer eigenartigen parasitären Lebensweise so tiefgreifende Umbildungen ihrer ursprünglichen Verhältnisse, ein so erhebliches Abweichen von der mittleren Entwicklungslinie der Wirbeltiere, daß sie selbst jetzt, wo ihre Ontogenese ziemlich gut studiert worden, der Rätsel genug noch in sich bergen und jedenfalls eine Anknüpfung der höheren Formen nicht oder nur auf schwierigen und leicht

Digitized by Google

irreführenden Umwegen gestatten. Für diese Aufklärungen und Anknüpfungen sind aber die Selachier vor allen andern Wirbeltieren geeignet: sie sind primitiv und zugleich central, und die Entwicklungsbahnen der höheren Vertebraten stehen in vielen wesentlichen Verhältnissen in mehr oder minder direkter Verbindung mit ihnen.

So haben wir aus der Untersuchung dieser Tiere unvergleichlich mehr für die Entwicklung des Menschen gelernt als von allen menschlichen Embryonen, die je bekannt geworden sind. Alle die Grausamkeiten, die ihre Raubsucht und Gefräßigkeit am menschlichen Geschlechte verübt hat und noch verüben mag, sind mehr denn entsühnt durch die Aufklärungen, welche sie jetzt als Opfer der Wissenschaft uns gegeben haben und ohne Grenze uns noch geben werden.

Auf solchem Boden, wie ihn GEGENBAUR geschaffen, mußte eine Fülle von fruchtbarster Arbeit ersprießen. Von ihm inauguriert, begann die genauere ontogenetische Untersuchung der Selachier. Vieles wurde damit gewonnen und weitergeführt; viele Teile des Kopfes, vor allem das Skeletsystem, Muskelsystem und Nervensystem erfuhren eine eingehende Bearbeitung. Die letzten 30 Jahre zeugen von ernster, unermüdlicher Arbeit zahlreicher Forscher. Sie Alle stehen auf GEGENBAURS Schultern, wenn auch vereinzelt vergessen wurde, daß der große Mann hier die Bahn gewiesen und das lebendige Vorbild gegeben hatte.

Aber große Fruchtbarkeit erzeugt auch wilde Sprossen, ins Zügellose und Irre gehende Phantasien. GEGENBAUR hat sich wiederholt, namentlich in der zusammenfassenden Abhandlung über die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets 1887 und in der vergleichenden Anatomie 1898 und 1901, darüber ausgesprochen, hat mitunter die Schere des Gärtners kräftig gehandhabt und ist bis zuletzt der höhere Geist über allen diesen Arbeiten gewesen.

Das sind nur drei ganz dürftig wiedergegebene Beispiele, nicht der dreißigste Teil von dem Reichtum seiner Forschungen, und ich bin bereits nahe der Grenze der Zeit angelangt, die der Zuhörer dem Redner gestattet.

Noch höher stehen mir GEGENBAURS Arbeiten über die Gliedmaßen (1863—1898); ich halte sie für die Krone seiner monographischen Untersuchungen. Auf sie ist er auch in seinen zahlreichsten Veröffentlichungen zurückgekommen, unausgesetzt weiter bildend

Digitized by Google

und vollendend und sich nimmer genug tuend. Aber wie soll ich daran denken, Ihnen diesen schwierigsten, selbst von den wenigsten Fachcollegen und Specialforschern auf diesem Gebiete richtig verstandenen Teil seiner Forschungen mit ein paar Sätzen näher zu bringen! Für mich besteht kein Zweifel, daß auch diese Untersuchungen und die auf ihnen basierende Gliedmaßentheorie, an deren weiterer Ausgestaltung seine Schüler und deren Schüler unablässig weiter arbeiten, wie so manche andern anfangs vielseitig bekämpften und danach vollkommen anerkannten und bestätigten Lehren GEGENBAURS schließlich auch zur allgemeinen Annahme gelangen werden; aber das langsame, Ihnen in den erwähnten viel einfacheren Beispielen schon dargetane Penetrationsvermögen der Wahrheit läßt gar nicht erwarten, daß diese Annahme sich schon in nächster Zukunft vollziehen werde. »Das eben ist das legitime Zeichen einer mächtigen Idee, daß ihr Eintritt in die Welt nicht allseitiger Zustimmung begegnet, nicht mit lautem Beifall begrüßt wird. Zum Kampfe gerüstet tritt sie auf die Bahn, und am Widerstande ihre Kraft erprobend, ebnet sie sich langsam zwar, aber sicher siegend ihre Wege. Dies kann als eine unverkennbare Marke ihres Wertes gelten.« Diese der Morphologie als Wissenschaft geltenden Worte GEGENBAURS (1875) lassen sich auch auf diese Untersuchungen wie auf die meisten seiner wissenschaftlichen Taten anwenden. —

So muß ich auch verzichten auf eine Besprechung seiner Arbeiten über die Wirbellosen und über alle die anderen Organsysteme der Wirbeltiere. Ebenso auf ein Eingehen in seine Lehr- und Handbücher, die, wie ich schon angegeben, nach ihrem materiellen Inhalte nicht ganz gleichmäßig bearbeitet sind, aber fast allenthalben strotzen von eigenen Beobachtungen und Untersuchungen und einer Fülle von Ideen und Schönheiten. Für den ernsthaften Leser bilden sie eine immer fließende Quelle unerschöpflichen Genusses. GEGENBAUR und kein Ende, möchte man ausrufen. Aber es muß ein Ende sein.

Gestatten Sie mir noch eine zusammenfassende Würdigung des Forschers, des Lehrers und des Menschen.

Von der sicheren Basis der sorgfältigsten, möglichst viele Objekte verwertenden Untersuchung ausgehend, gelangt er unter strengster und vorsichtigster kritischer Abschätzung der erhaltenen Befunde und unter gleichzeitiger Anwendung der genetischen und vergleichenden Methode zu höheren Summen und Kategorien, hierbei

Digitized by Google

von einem wunderbaren Unterscheidungsvermögen für das Wichtige und Unwichtige und einem hochentwickelten Zielbewußtsein und Concentrationsvermögen geleitet. Jede neu erklommene Stufe ist ihm nur Etappe. Je höher und umfassender die Lösungen, immer reicher und mannigfaltiger die neuen Fragestellungen, die weiter schauenden Probleme. So hat er den Nachkommen nicht nur einen großen Schatz gesicherter Forschungen, sondern auch eine geistig vertiefte Arbeitsmethode und ein reiches, von ihm bereits vorbereitetes Untersuchungsfeld hinterlassen. Er hat vor allem denken gelehrt.

Wie bei GOETHE, REMBRANDT oder MICHELANGELO wird alles groß unter seinen Händen. Die zuerst ganz unbedeutend erscheinende Einzelbeobachtung wächst aus zu einem großen Problem und einer Reihe von fundamentalen Ergebnissen. Und weil er immer die Mutter Erde, den sicheren Untergrund der Untersuchung unter sich hatte und dabei über ein umfassendes, immer bereites Wissen verfügte, so hat er auch nie einen Ikarusflug getan, wie seinerzeit die Naturphilosophen. Was er begonnen, ist ihm auch gelungen. Nicht selten hat sich gezeigt, daß er anfangs in dieser oder jener Frage mit einem gewissen Anschein von Recht angegriffen wurde, daß aber weiterhin die zunehmende Kenntnis in diesen Gebieten einen Jeden überzeugend dartat, wie sehr er Recht hatte.

Ihn ganz von Irrtum frei zu sprechen, liegt mir fern. Der Infallible muß noch geboren werden. Aber GEGENBAUR hat meines Wissens in seinen Untersuchungen sehr selten, in den Hauptsachen wohl nie geirrt.

Ganz außerordentlich war auch sein Scharfblick den Forschungen Anderer gegenüber. Er hat sich nie durch Neues und Überraschendes blenden lassen, sondern Alles geprüft und überall die Sonde der Kritik angelegt. Vieles, was einige Zeit lang Aufsehen erregte und in dem momentanen Stande der Wissenschaft eine nicht geringe Rolle spielte, existierte, nachdem er davon Kenntnis genommen, von Anfang an nicht mehr für ihn; wie richtig er geurteilt, hat sehr oft die Geschichte weniger Jahre gezeigt. Und auf der anderen Seite, seit seinen jungen Jahren, wo er, einer der Ersten, für DARWINS Theorie Partei nahm, ist er sofort ganz und voll für das eingetreten, was er als gut begründet und fruchtbar erkannt, und hat es unentwegt festgehalten bei allen den Wandlungen und Schwankungen des Urteils, die nun, einmal der Mode gleich, auch die Wissenschaft durchziehen; auch da hat sich seine höhere Einsicht bewährt und der guten Sache oft zum Siege verholfen.

Digitized by Google

Man hat seine Forschung auch eine nüchterne genannt und wollte derselben damit ein Lob sagen. Das trifft auch zu, soweit die solide Fundierung, die Beurteilung der Leistungen Anderer und die logische Verknüpfung in Frage kommt. Wer aber in seiner Forschung so viele Strahlen vereint, wer Entwicklungsgeschichte, vergleichende Anatomie, Paläontologie, morphologische und physiologische Betrachtungsweise in so hoher Vollendung zu einer Einheit verbindet, für den ist das Epitheton »nüchtern« ein viel zu enger Begriff. Wo ein solcher Geist hinleuchtet, entsteht Klarheit, aber auch Licht. Wo sein Finger hinweist, beginnt es sich zu regen, aus dem Tod wird Leben und die bisher zerstreuten Glieder fügen sich zum organisierten Ganzen zusammen. Ein Zug der Auferstehung geht durch seine Arbeiten. Wer das kann, der ist nicht nüchtern, sondern hat in sich die Glut des Auserwählten und durchlebt jene heiligen Stunden, die nur der Forscher und Künstler von Gottes Gnaden kennt.

War er der von seinen Lehrern beeinflußte Schüler? Besaß er gerade eine specifische Begabung für die Morphologie oder war er universeller beanlagt und kam erst auf dem Wege der Auslese zu seiner Wissenschaft?

Bei allen Menschen von erstem Range spielt der Lehrer eine verhältnismäßig bescheidene Rolle. Er gibt den Anstoß. Das Genie ist angeboren; durch welche Mischungen bei den Vorfahren es sich entwickelte, wissen wir nicht.

Gegenbaur gibt selbst an, daß seine Mutter ihn zur Natur geleitet, und führt als dankbarer Schüler Kölliker, Leydig, Heinrich Müller und Virchow als diejenigen Würzburger Lehrer an, von denen er gelernt habe. Würzburg ist zugleich die einzige Universität, die er als Student besucht hat; aber das Studium geht durch das ganze Leben, und aus den Büchern großer Männer kann man mehr lernen als aus dem Munde eines jeden Lehrers. Alles weist darauf hin, daß er schon als Student ein selbständiger Arbeiter war, und bereits nach wenigen Jahren zeigen seine Veröffentlichungen seine überragende Begabung. Kölliker konnte ihm Vorbild sein durch seinen unermüdlichen Fleiß und sein dadurch gewonnenes großes Wissen. An Leydig schätzte er die richtige und volle Erkenntnis der feineren Struktur der Tiere und den vortrefflichen Charakter dieses Mannes. Bei Virchow bewunderte er die Fruchtbarkeit des Entwicklungsgedankens und den Ideenreichtum seiner

Digitized by Google

extemporierten Vorträge; sein eigentlicher Schüler ist er aber nicht gewesen. JOHANNES MÜLLER war die congeniale, an Universalität, nicht aber an Scharfsinn und Vertiefung, ihn noch überragende Natur; diesen großen Biologen hat er jedoch nur einige Stunden gesehen, um so mehr aber wohl in seinen Schriften gelesen. Seine Arbeiten erinnern indessen kaum an JOHANNES MÜLLER; alles ist specifischer GEGENBAUR.

Wie ich in seiner Lebensskizze erwähnte, war GEGENBAUR auch eine Zeitlang Assistenzarzt an der Irrenabteilung des Juliusspitals. Aus jener Zeit ist vor $1^1/_2$ Jahren ein interessantes Document bekannt geworden, welches ich der Güte meines lieben Collegen NISSL verdanke. Eine im Oktober 1904 veröffentlichte Arbeit von WEYGANDT »Alte Dementia praecox« enthält den wörtlichen Abdruck der ausführlichen Krankengeschichte eines in der Würzburger Irrenabteilung aufgenommenen Patienten, welche der junge Assistenzarzt CARL GEGENBAUR in den Jahren 1850 und 1851 niedergeschrieben hat. Dieselbe gibt ein umfassendes und interessantes Bild von dem Zustande des Kranken und der Entwicklung seiner Krankheit und steht nach NISSLS Urteil auf einer Höhe der Beobachtung und Beurteilung, daß sie heute von einem erfahrenen und nicht gewöhnlich begabten Psychiater geschrieben sein könnte.

Auch andere Züge bekunden, daß GEGENBAUR eine universelle Beanlagung besaß. Er hatte ein schlagendes, ganz erstaunliches Urteil in Rechtsfragen, eine merkwürdige Begabung in praktischen und technischen Fragen, ein nicht geringes Können und Verständnis in der bildenden Kunst, ein großes und lebendiges Wissen in klassischer und neuerer Literatur; nur Polyhymnia stand zu ihm in keinem Verhältnis. Oft haben seine Freunde gesagt, daß er ein ebenso hervorragender Arzt, Rechtsanwalt, Schneider oder Schuhmacher, Baumeister, Maler, Dichter, Philolog hätte werden können. KUNO FISCHER, der als Philosoph und Psycholog mit den ersten Geistern der Geschichte enge Fühlung besitzt und als solcher am ehesten berufen ist, über Größe zu urteilen, hat ihn in seinen öffentlichen Vorlesungen wiederholt als einen der größten und tiefsten Denker bezeichnet. Preisen wir Morphologen das Geschick, das seinen Entwicklungsgang zu unserer Wissenschaft führte, und danken wir namentlich seiner Mutter und seinen Würzburger Lehrern, die dazu den Anstoß gaben.

GEGENBAUR war einer der fleißigsten Menschen. Sein Leben war nur Tätigkeit, und sein Ausruhen bestand darin, daß er in den

Digitized by Google

Arbeitsthemen, deren er meist mehrere gleichzeitig in Angriff genommen hatte, eine Abwechslung eintreten ließ. Wunderbar war es auch, wie der Mann, in dem es unausgesetzt gärte und arbeitete, nach außen hin ruhig und gelassen erschien. Man wurde unwillkürlich an jene großen Maschinen erinnert, deren Gang ein so leichter ist und die doch unwiderstehlich sind.

Auch sein Reisen und Ausruhen war ein stetes Empfangen und Verarbeiten. Da war nichts von dem einseitigen Stubengelehrten, der blind und teilnahmlos, in seine Ideen eingesponnen, durch die Welt irrt; mit tausend Zungen und tausend Gesichten sprach sie zu ihm. Je älter er wurde, desto mehr sparte er mit der Zeit, denn sein Arbeitspensum wurde mit jedem Jahre größer. Ein ganz mäßiges und regelmäßiges Leben unterstützte ihn hierbei. Mehr und mehr zog er sich auf sein Familienleben, auf seine Pflichten als Forscher und Lehrer und auf den Umgang mit wenigen Freunden zurück. Mit Kuno Fischer bestand bis in die letzten Lebensjahre ein lebhafter Verkehr, ein stetes Geben und Nehmen und Austauschen. Auch seinen Schülern und denen, die aus reinem Wahrheitsdrange zu ihm kamen, hat er immer willig seine Zeit geliehen. Congresse und sonstige öffentliche Feierlichkeiten hat er wenig besucht. Er liebte für seine Person diese Veranstaltungen nicht, die zu einem gewissen Teile Eitelkeitsjahrmärkte sind; aber er riet seinen Schülern sie zu besuchen, da man viel auf ihnen lernen könne.

Und seine Darstellungsweise? Viel ist über die Schwerverständlichkeit seiner Schriften geschrieben worden; manche haben selbst von Dunkelheit und Unklarheit gesprochen. Das letztere ist eine unsinnige Behauptung; Gegenbaur gehört zu den klarsten und durchdringendsten Köpfen. Aber sinnstörende Druckfehler, Auslassungen von mehreren Worten bis zur Unverständlichkeit finden sich manche in seinen Publikationen, denn Correcturen zu lesen war ihm ein Greuel, das er gern Anderen überließ. Und zu den Büchern, die sich so leicht lesen, als wenn man Kuchen ißt, gehören die seinigen auch nicht. Das wäre ja auch ganz unmöglich bei der Tiefe der behandelten Probleme, bei der Fülle und Concentration der Gedanken. — Jedes große Ding will erobert sein. Wer die Mühe nicht scheut, der findet bei ihm Genüsse seltenster Art und bei jeder neuen Lectüre immer wieder Neues. Und mitunter, in den allgemeineren Fragen geltenden Abschnitten, erhebt sich seine Sprache zu einer wahrhaft leuchtenden Schönheit.

Daß ein solcher Mann ein hervorragender Lehrer war, ist

Digitized by Google

selbstverständlich. Aber sein Vortrag war ganz schlicht und einfach. Jener Glanz und jene Formvollendung, die man z. B. den Vorlesungen aus HENLES bester Zeit nachrühmt, ging ihm ab; auch verschmähte er jedes der bekannten Mittel, um als Docent zu gefallen, und beschränkte sich bei aller Vollständigkeit auf die Hauptsachen, von Ausblicken auf die praktische Medizin in der Regel, manchmal vielleicht etwas zu sehr, absehend. Er wollte die Zuhörer nicht mit Einzelkenntnissen vollstopfen wie eine Wurst, er wollte reine, nicht angewandte Wissenschaft lehren, und er wollte vor allem das Denk- und Unterscheidungsvermögen seiner Schüler fördern. So war sein Vortrag um so größer mit Rücksicht auf Genese, Correlation, Causalnexus und auf intellectuelle Durchdringung. Über seine Leitung der practischen Übungen herrscht nur eine Stimme. Hier wurde ein Jeder, wollte er sich nicht einer scharfen Behandlung aussetzen, zu treuer, gewissenhafter und nachdenklicher Arbeit angehalten; namentlich kam es ihm auch darauf an, das Anschauungsvermögen der Schüler zu bilden. Die anregenden Stunden in den Arbeiten für Vorgeschrittenere wird Keiner vergessen. In Rede und Wechselrede reiften Stoff und die ihn Bearbeitenden. Was seine Werke auszeichnet, hier ward es lebendig gelehrt. So hat er eine große Zahl von Schülern hinterlassen, denen das Herz höher schlägt, wenn sie den Namen GEGENBAUR hören.

Seine Persönlichkeit ist den Meisten von Ihnen bekannt. Die imposante Gestalt mit dem bedeutenden Kopfe, den durchgeistigten Zügen und den blitzenden, in die tiefsten Winkel der Seele dringenden, und, wenn sie freundlich und heiter blickten, hinreißenden Augen lebt noch in der Erinnerung eines Jeden, der ihm näher stand. Ihn kennen, hieß ihn lieben.

GEGENBAUR war nicht liebenswürdig im gewöhnlichen Sinne des Wortes. Wohl besaß er, namentlich gegenüber den Menschen, die er gern hatte und denen er sich erschloß, den Zauber des großen Menschen. Aber jene platte Liebenswürdigkeit der Gesellschaft, die meistens vor dem Spiegel steht und jedem etwas Verbindliches sagt, auch wenn sie das Gegenteil von ihm denkt, lag tief unter ihm. Dafür war er offen, wahrhaftig, furchtlos, unbestechlich und hat nie mit seiner wahren Meinung hinter dem Berge gehalten. Auch ließ er sich niemals von persönlichen Motiven leiten; nie hat er nach oben oder nach unten oder nach der Seite geschielt. Sein kategorischer Imperativ galt nur der Sache. So hat er wohl

Digitized by Google

Manchen vor den Kopf gestoßen und Manchen, der persönliche Vorteile von ihm erhoffte, enttäuscht.

Es kommt noch ein anderes Moment hinzu. Schon die ersten Flügelschläge des jungen Genius bekunden seine Überlegenheit gegenüber den Arbeiten älterer und berühmter Autoritäten. Und eine solche Überlegenheit, die er niemals mit Selbstbewußtsein zur Geltung brachte, die aber nun einmal seinen Werken anhaftet, wird nicht von Jedermann leicht ertragen. GOETHE hat einmal das bekannte wundervolle Wort gesprochen, das in jedes Gelehrten und Künstlers Arbeitszimmer angeschlagen werden sollte: »Gegen große Vorzüge eines Anderen gibt es kein Rettungsmittel als die Liebe.«

Bei der Fruchtbarkeit seines Geistes und dem Reichtum seiner Leistungsfähigkeit besaß GEGENBAUR eine Freigebigkeit wie sehr wenige. Er gab immer aus dem Vollen und es war ihm fast gleichgültig, ob er oder Andere aus seinen Gedanken oder Untersuchungen Nutzen zogen. So hat er auch meines Wissens nie einen Prioritätsstreit geführt, obwohl ihm in seiner langen Forscherlaufbahn mancher Anlaß dazu geboten war. Wenn es nur der Sache dient; die Person ist gleichgültig, — pflegte er zu sagen. Und er ist immer neidlos gewesen und wahren Vorzügen gegenüber voll Anerkennung. Wie oft hat er mir Arbeiten jüngerer Forscher gezeigt und dabei ausgerufen: Der wird etwas oder der ist schon etwas! Und wie konnte er sich an den vielen Fortschritten der letzten Decennien auf den Gebieten der Zellen- und Gewebelehre, der Entwicklungsgeschichte und der verfeinerten und vertieften Entwicklungsmechanik erfreuen! Gegen die »Afterweisen« im GOETHEschen Sinne, die bei ihren Arbeiten in erster Linie an den persönlichen Vorteil denken, gegen mangelhafte und zugleich anspruchsvolle Leistungen konnte er freilich sein Odi profanum vulgus et arceo zur Anwendung bringen; über die »Spatzengehirne« — so nannte er jene kleinen, laut sich vordrängenden Ingenien, die mit ein paar originell erscheinenden, im Grunde aber trivialen und nicht fruchtbaren Ideen und einigen flüchtigen Untersuchungen die Welt zu bewegen meinten, — hat er sich oft humoristisch geäußert.

Mit seinem reinen und vornehmen Wesen und der sein ganzes Wesen durchdringenden Sittlichkeit verband sich eine ungemeine Feinfühligkeit. Er war streng gegen sich und Andere, und hielt sich von Menschen, die anderer Art waren, zurück. Eine unlautere Handlung oder ein frivoles Wort hat er wohl nie vergessen. So verschloß er sein fast zartes Innere nicht selten durch eine rauhe Außenseite

Digitized by Google

vor der Außenwelt. Von ihm ferner Stehenden ist er darum sehr oft irrig genug beurteilt worden.

Der guten Sache und dem Fortschritt hat er immer gedient. Wollte man anfangen, von seiner Güte und seinem Wohltun, der Größe, Wärme und Feinheit seines Herzens zu erzählen, man könnte nicht aufhören. Vielleicht noch größer war sein Mut der Überzeugung, seine felsenfeste Treue und seine absolute Zuverlässigkeit. Auf diese konnte Jeder bauen, und Keinem hat er darin versagt.

So ragt er als wahrhaft großer Charakter und als eine der mächtigsten Persönlichkeiten unter seinen Zeitgenossen hervor. So lebt er im Angedenken seiner Schüler, und Dankbarkeit schwellt unser Herz, daß uns das Glück zuteil ward, ihn kennen zu lernen und seine Gehilfen zu sein.

Er war ein Mann und ein Reformator.

Für Menschen solcher Art gibt es keine durch Raum und Zeit bestimmten Grenzen. Mag Dieser oder Jener auch an ihm mäkeln, wie es ihm beliebt, sein Bild und seine Lehre wird Generationen überdauern, und seine Taten und Werke werden leuchten und zünden, so lange es noch Leucht- und Zündstoff in der Menschheit gibt.

Als nach seinem Tode der Gedanke in uns wach ward, ein Bildwerk von ihm zu besitzen, da wußten wir wohl, daß wir damit nicht in seinem Sinne handelten. Er hat in seinem Leben jeden Versuch, ihn zu malen oder in Marmor zu bilden, abgelehnt; nur einige Photographien, darunter bloß eine gute, existieren von ihm.

Aber der bewundernde Mensch braucht ein leibhaftiges Abbild. Wie rückt uns der Geist von HOMER oder SOPHOKLES nahe beim Anschauen ihrer Büsten, wie unentbehrlich sind uns die Bilder unserer Großen in Politik und Wissenschaft, in Dichtung und Kunst! Hunderte, die für GEGENBAURS Werke erglühen, haben ihn bei seinem zurückgezogenen Leben niemals gesehen. Es war so zu sagen eine Pflicht, seinen Charakterkopf der Nachwelt zu erhalten.

Unser Gedanke fand Anklang, und die Sammlungen für die Büste nahmen bald einen universellen Charakter an.

Ein Comitee bildete sich unter dem Ehrenvorsitze Sr. Excellenz des Großh. Badischen Staatsministers und Ministers der Justiz, des Kultus und Unterrichts, Dr. Freiherr v. DUSCH, und Sr. Magnificenz des Prorectors der Universität Heidelberg, Geheimrat Dr. CURTIUS, dem die Kollegen der Heidelberger medicinischen und naturwissenschaftlich-mathematischen Facultät, die zunächst in Betracht kom-

Digitized by Google

menden Mitglieder des Großh. Badischen Ministeriums, die Spitzen der Stadt Heidelberg und des ärztlichen Ausschusses von Baden, die nächsten Freunde, die früheren Prosectoren, Assistenten und die auf anatomischem Gebiete bekannt gewordenen Schüler, der Verleger fast sämtlicher Werke GEGENBAURS, sowie die namhaftesten Repräsentanten der anatomischen, zoologischen und verwandten Wissenschaften in Deutschland und im Auslande, im ganzen über 200 Namen beitraten. Die Heidelberger Professoren M. FÜRBRINGER und E. GÖPPERT übernahmen die Geschäfte.

In unserem Baden beeiferten sich alle Kreise, das Andenken des großen Heidelberger Professors zu feiern. Mitglieder der Ministerien, Professoren der Universität Heidelberg, namentlich der medicinischen und der naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät, sowie die Beamten der Heidelberger anatomischen Anstalt sandten namhafte bis ganz hervorragende Beiträge. Auch die Schwesterhochschulen Freiburg und Karlsruhe blieben nicht zurück. Von dem ärztlichen Ausschuß des Landes und sonstigen ärztlichen Gesellschaften, von den Freunden, den Schülern und den Verehrern kamen zahlreiche und bedeutende Sendungen; von besonderem Umfange waren die in Karlsruhe und Mannheim gemachten Sammlungen. In großartigem Maßstabe ehrte die Stadt Heidelberg das Andenken ihres Ehrenbürgers.

Das übrige Deutschland schloß sich entsprechend an. Die Collegen aus den Kreisen der Anatomen, Zoologen, Physiologen, Kliniker, sowie auch anderer Wissenschaftszweige schickten nicht nur sehr ansehnliche persönliche Sendungen, sondern sammelten zum Teil auch in ihren Instituten bei Assistenten und Laboranten (anatomisches und zoologisches Institut in Berlin, zoologische Institute in München und Würzburg); an einigen Universitäten beteiligte sich die Mehrzahl der Mitglieder der medicinischen Facultäten (Bonn, Jena, Straßburg), und nicht minder sandten auch wissenschaftliche Gesellschaften (Königsberg) Beiträge. Keine deutsche Universität blieb zurück. Allenthalben im Reiche, wo Schüler wohnten, wurde der Plan der GEGENBAUR-Büste mit Enthusiasmus aufgenommen; besonders reich und umfassend war die Beteiligung in Berlin, Hamburg, Jena, Frankfurt a. M., München, Straßburg, Würzburg, Bonn, Gießen, Darmstadt. Auch der durch langjähriges Zusammenarbeiten GEGENBAUR sehr nahestehende Chef der Verlagsbuchhandlung WILHELM ENGELMANN in Leipzig, bei welcher beinahe alle Werke des großen Morphologen erschienen sind, hat nicht nur durch einen der höchsten Beiträge,

Digitized by Google

sondern auch durch ein sonst vielfach bewiesenes werktätiges Interesse einen hervorragenden Anteil an dem Gelingen.

Mit Deutschland ging Hand in Hand das stammverwandte Österreich. Vor allem in Wien vereinigten sich viele Collegen, ganze Institute und die morphologisch-physikalische Gesellschaft in sehr ansehnlichen Beiträgen; die anderen Universitäten blieben nicht zurück. Auch aus Ungarn, aus Budapest, kam eine große Sendung der medicinischen Facultät. Krakauer, Prager, Innsbrucker und Grazer Collegen beteiligten sich ferner mit erfreulichen Summen.

In der Schweiz sammelten nicht nur die Universitäten. Hervorragend und den höchsten Beiträgen sich anschließend waren die Sendungen aus Zürich und Basel, wo Schüler und Verehrer mit reichen persönlichen und bei ihren Assistenten und Schülern gesammelten (Zürich) Gaben ihr warmes Interesse bekundeten. Auch aus Genf und Lausanne erhielten wir Beiträge.

Diesen Sendungen reihen sich würdig diejenigen aus Holland an. Zahlreiche Collegen aller Universitäten, vor allem aus Amsterdam und Utrecht, dann aus Leiden und Groningen, Akademiemitglieder, Institute (Amsterdam, Utrecht), Schüler von Collegen und Schülern, die Königliche Zoologische Gesellschaft in Amsterdam, sie Alle vereinigten sich zu wiederholten und sehr bedeutenden Beiträgen. Auch aus Java erhielten wir eine Sendung.

Ganz Hervorragendes leisteten die skandinavischen Staaten Dänemark, Schweden, Finland und Norwegen. Aus Kopenhagen erhielten wir eine von dankbaren Schülern ins Leben gerufene Sendung, welche zu den höchsten gehört. Aus Schweden sandten die Collegen in Stockholm, Lund und Upsala zu wiederholten Malen bedeutende Beiträge; auch hier nahmen Assistenten, Studenten und studentische Vereine an den Sammlungen Anteil. Ebenso reich und umfassend waren die von den Helsingforser Anatomen und Zoologen in ihren Facultäten und Instituten gesammelten Beiträge. Christiania sandte ebenfalls eine sehr erfreuliche Summe.

Auch Großbritannien und Irland beteiligten sich durch Sendungen von Collegen und Verehrern der meisten Universitäten in namhafter Weise. Allen geht Cambridge voran, von wo wir dank der Sammeltätigkeit eines dankbaren Schülers wiederholt bedeutende Summen erhielten; ihm schließt sich Glasgow an, für welches das gleiche wie für Cambridge gilt. Weiterhin sandten London, Manchester, Belfast, Galway und Edinburgh erfreuliche Beiträge. Auch ein in Kairo lebender englischer Forscher schickte einen

Digitized by Google

namhaften Betrag, ebenso die Anatomical Society of Great Britain and Ireland.

Die Vereinigten Staaten von Nordamerika blieben nicht zurück. Neben mehreren ansehnlichen Beiträgen von Collegen in New York und Chicago treten namentlich die Sendungen eines begeisterten Schülers aus St. Louis und eines in Mentone lebenden Verehrers und Collegen durch ihren sehr bedeutenden Umfang hervor.

Bei den romanischen bezw. in diesen Sprachen redenden Ländern Italien, Frankreich und Belgien fand der Gedanke lebhafte Zustimmung; wissenschaftliche Zeitschriften sorgten in spontan erscheinenden Aufrufen für seine Weiterverbreitung.

In Italien blieb kaum eine namhaftere Universität zurück, und nicht nur die Direktoren der anatomischen, vergleichend-anatomischen, zoologischen, physiologischen, histologischen Institute usw. sandten Beiträge; bei mehreren nahmen auch die Assistenten, zum Teil auch die Schüler Anteil an den Sendungen. Rom eröffnet die Reihe der Universitäten; ihr folgen Pavia, Neapel, Pisa, Modena, Parma, Bologna, Turin, Florenz, Palermo, Camerino, Genua, Messina.

Von den aus Frankreich eingesandten Beträgen stehen die von Paris an erster Stelle; ihnen reihen sich erfreulich diejenigen aus Lyon und Nancy an.

Namhafte Sendungen aus Belgien, speziell aus Lüttich, Brüssel und Gent, bezeugen das werktätige Interesse der dortigen Collegen an unserem Plane.

In Rußland nahmen Collegen und namentlich Schüler, insbesondere aus Kischineff und Kiew, Anteil; zu ihnen gehört auch der Leiter des russischen Laboratoriums in Villafranca. Die Dorpater anatomischen Collegen bekundeten zugleich ihre deutsche Stammesangehörigkeit durch besondere Teilnahme. Über die aus Finland erhaltenen Beiträge habe ich Ihnen schon Mitteilung gemacht.

Endlich aus Japan erhielten wir mehrere Sendungen, aus Tokyo und Fukuoko, die gleich sehr die Ausbreitung der Lehre Gegenbaurs wie die Teilnahme dieser Culturnation an der Anerkennung wahrer Verdienste erweisen.

Die von 746 Beitragenden erhaltene Summe beträgt nebst den bisher angesammelten Zinsen ℳ 11569,05. Von derselben wird nach Abzug aller Ausgaben für die Büste und ihre Aufstellung, sowie die damit sonst verbundenen Aufwendungen ein ansehnlicher Überschuß übrig bleiben, der nach allseitiger Zustimmung der Geber als Beitrag für eine von uns im Verein mit der Verlagshandlung von Wilhelm

Digitized by Google

Engelmann in Leipzig in Aussicht genommene Ausgabe der zerstreuten und zum Teil schon längst im Buchhandel vergriffenen Abhandlungen Gegenbaurs verwendet werden soll. Darüber hoffe ich Ihnen später noch Erfreuliches mitteilen zu können.

Allen gütigen Gebern sei auch an dieser Stelle unser wärmster Dank dargebracht. Nicht minder danke ich meinem lieben Kollegen Prof. Göppert für seine hingebende, keine Mühe und keinen Zeitverlust scheuende Mitarbeiterschaft an dem guten Werke.

Aber der rechte Künstler für die Büste mußte gefunden werden. Und er fand sich in Professor C. Seffner, zu dessen hohem Ruhme, namentlich als Bildner von Gelehrten, Dichtern und Künstlern, ich nichts beizufügen brauche. Prof. Seffner hatte Gegenbaur nie im Leben gesehen, und es war keine geringe Aufgabe, nur auf Grundlage einiger Photographien und einer Totenmaske des durch die langjährige vorausgegangene Krankheit sehr veränderten Antlitzes ein dem Lebenden gleichendes Bildwerk zu schaffen. Aber die Bedeutung des Gelehrten und Menschen, der seinem Äußeren aufgeprägte Charakter und die Schwierigkeit der Aufgabe lockte den Künstler. In höchst anregenden Stunden, in denen die Gattin und Tochter des teuren Entschlafenen und seine intimsten Schüler die unter den Händen des Künstlers sich bildenden Züge auf ihre Ähnlichkeit prüften und in denen wir ihm unausgesetzt von den in dieser oder jener Weise sich offenbarenden Charaktereigenschaften unseres großen Lehrers erzählten, erstand das Kunstwerk, das Ihnen in wenigen Minuten vor Augen treten wird. Zu unser Aller großem Bedauern ist Herr Prof. Seffner durch anderweitige dringende Arbeiten verhindert, dieser Feier persönlich beizuwohnen. Sprechen wir es dem Schöpfer des Denkmals aus, wie wir jetzt seiner gedenken und welches große Maß von Dankbarkeit uns erfüllt, daß Gegenbaurs durch ihn auferstandenes Bild der Nachwelt erhalten bleibt.

Wo sollte das Denkmal stehen? Daß es nach Gegenbaurs ganzer Lebensrichtung und nach dem intimen Charakter seiner Wissenschaft nicht auf einen öffentlichen Platz zu stellen sei, sondern in die anatomische Anstalt derjenigen Universität, wo er am längsten gewirkt, war selbstverständlich. Jena, »seine hohe Schule«, wo er seine Größe begründete, wird dereinst auch sein Denkmal haben. In Heidelberg war er länger und hat er einen tiefer und weiter greifenden Einfluß ausgeübt. Gern hätten wir die Büste im

Digitized by Google

Hörsaal oder irgendwo im Centrum der Anstalt aufgestellt; aber in diesem trübseligen, ältesten Anatomiegebäude Deutschlands haben wir vergebens nach einem passenden Platze gesucht. So blieb, nach der Wahl des Künstlers, als einzig annehmbare Stelle, nur das äußere Vestibül, unsere Loggia. In diese blickt wenigstens ein Stück blauer Himmel hinein, hier scheint die Sonne, und gleich daneben stehen die blühenden Bäume und Büsche, — Natur, die Carl Gegenbaur so sehr liebte und brauchte. Auch die Griechen und Römer und ihre Nachkommen haben die Bilder ihrer Großen gern in halbfreien, überdeckten Räumen, in Loggien aufgestellt. Geben wir der Hoffnung Raum, daß für die Heidelberger Anatomie endlich in nicht zu ferner Zeit die Auferstehungsstunde schlagen und daß damit der Büste ihres großen Direktors ein centralerer Platz werden möge!

Zu einer würdigeren Gestaltung des Vestibüls gab das Großherzogliche Ministerium seine Erlaubnis; mit schon oft erprobtem Wohlwollen stellte die hiesige Bezirksbauinspektion ihre Hilfe uns zur Verfügung. Herr Regierungsbaumeister Gros entwarf auf Grundlage der ersten, ganz allgemein gehaltenen Skizze von Professor Seffner einen Farbe und zu verwendendes Material genau berücksichtigenden Plan, arbeitete denselben im einzelnen aus und überwachte seine Ausführung. So entstand eine der Büste entsprechende stimmungsvolle Umrahmung, selbst ein Kunstwerk, für das wir seinem Schöpfer lebhafte Dankbarkeit bewahren, ihm und auch denen, die sonst noch an dieser Gestaltung und an der Ausschmückung der Räume für diese Feier freundlichst mithalfen, insbesondere den Herren Garteninspektor Massias und Hochbauassistent Pfetzinger.

Und endlich Ihnen Allen, hochverehrte Anwesende, die Sie so zahlreich gekommen sind, das Andenken des großen Gelehrten und Menschen zu ehren, den herzlichsten Dank. Mit weihevollem Empfinden begrüße ich die Gattin Carl Gegenbaurs, seine beiden Töchter, seine weiteren Verwandten, ich begrüße die Vertreter des Ministeriums, den jetzigen und den früheren Prorector unserer Universität, die Decane der medicinischen und naturwissenschaftlich-mathematischen Facultät, den ersten Bürgermeister der Stadt Heidelberg, den Obmann und das hiesige Mitglied des ärztlichen Ausschusses von Baden, die Mitglieder der Universitäten Jena, Zürich, Basel und Helsingfors, Sie, meine Heidelberger Herren Collegen und Ihre Damen, den treuen Verleger, die dereinstigen Schüler, und endlich die jetzt hier Studierenden, die schon oft von seiner Größe gehört haben.

Digitized by Google

Durch eine im letzten Momente unvermeidlich gewordene Verschiebung der Feier ist leider mancher Auswärtige, der ursprünglich kommen wollte, nun verhindert worden, hier zu erscheinen; eine große Anzahl telegraphischer und brieflicher Kundgebungen hat uns übermittelt, daß Viele in dieser Stunde mit ihren Gedanken bei uns sind. Durch dies alles ist unsere Feier um so intimer geworden, und das volle Auditorium sagt mir, daß der große Mann, der einst an dieser Stätte lehrend und begeisternd stand, in Ihrem Angedenken weiter lebt.

Und nun darf ich Sie zu der Büste geleiten!

Hierauf erhob sich Herr Geh. Rat Prof. J. Arnold, um in bewegter, gedankenreicher Rede Denen, welche zur Ausführung der Büste beigetragen und welche sich an der heutigen Feier beteiligt, im Namen der Gattin und der Kinder Carl Gegenbaurs und der übrigen Verwandten seinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Die Festversammlung begab sich darauf nach dem festlich geschmückten Vestibül des Anatomiegebäudes, wo die enthüllte Büste aus carrarischem Marmor auf hohem, mit den goldenen Lettern

CARL GEGENBAUR
1826—1903

versehenen Sockel von Labradorporphyrit, inmitten einer von Herrn Professor Seffner angegebenen Nische und einer von Herrn Regierungsbaumeister Gros künstlerisch durchgearbeiteten Umrahmung von gelbem Veroneser Marmor und handgetriebenem, chemisch gefärbtem Kupfer sich stimmungsvoll von dem Blau der Wand des Vestibüls und seinen roten Sandsteinpfeilern abhebt. Eine große vom Sockel herabhängende blühende Orchideenranke und Lorbeerbäume beleben das Ganze. Die Porträtähnlichkeit und der geistige Ausdruck der Büste, wie die geschmackvolle und würdige Aufstellung derselben, fand den ungeteilten Beifall aller Anwesenden.

Es folgte hierauf eine Anzahl von Niederlegungen von Kränzen.

Diejenige des Kranzes der Heidelberger medicinischen Facultät begleitete der Decan derselben, Herr Professor Dr. A. Kossel mit folgenden Worten:

Digitized by Google

Die beredten Worte unseres Kollegen haben uns von neuem gesagt, welch großes Lebenswerk Carl Gegenbaur vollbracht hat. Nun steht ein Bild vor uns, welches in künstlerischer Vollendung die Züge dieses Mannes zeigt, der ein Ruhm für unsere Hochschule und unsere Wissenschaft gewesen ist. Aber es steht hier nicht allein als Erinnerung an die Vergangenheit, sondern als ein Wahrzeichen für die Zukunft, als eine Mahnung zu gleicher Arbeit. Möge Jeder, der dies Haus betritt, schon am Eingang erkennen, daß der Geist Gegenbaurs hier wirksam geblieben ist — dieser Geist, mit dem er einst den toten Stoff des Wissens belebte.

Im Namen der medicinischen Facultät lege ich diesen Kranz an der Büste des verewigten Meisters nieder und gebe der Bewunderung Ausdruck, die wir für ihn und seine Werke hegen.

Darauf legte der Director des anatomischen Institutes in Jena, Herr Professor Dr. Fr. Maurer, zugleich früherer Assistent und Prosector Gegenbaurs, zwei Kränze nieder, den einen im Namen der Anatomischen Anstalt zu Jena, der Gegenbaur in den Jahren 1858—1873 als Director vorgestanden, mit der Ansprache:

Carl Gegenbaur war 16 Jahre lang Vorstand der anatomischen Anstalt in Jena und hat während der gleichen Zeit der medicinischen Fakultät daselbst angehört, die stolz darauf ist, ihn unter die Ihrigen zählen zu dürfen.

Die Wirksamkeit Gegenbaurs in Jena wird stets unvergessen bleiben. Wir besitzen in der anatomischen Sammlung noch eine große Anzahl von Präparaten aus des Meisters eigener Hand, die beredtes Zeugnis ablegen für die Art seines Schaffens. Wie wir in diesen Objekten die äußeren Zeichen seiner genialen Geistesarbeit treu behüten, so wollen wir in ihnen zugleich einen Mahnruf erblicken, nach bestem Können im gleichen Sinne weiter zu schaffen. Möge es uns gelingen, der Naturforschung den Gegenbaurschen Geist stets zu erhalten und in der Zukunft zu betätigen.

Als äußeres Zeichen dankbarer Verehrung lege ich im Namen Derer, die jetzt an der anatomischen Anstalt in Jena wirken, den Kranz am Denkmal unsres Altmeisters nieder,

den anderen im Auftrage der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, für deren Begründung und Blühen Gegenbaur die größten Verdienste sich erworben, mit den Worten:

Digitized by Google

Die medicinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft hat GEGENBAUR vor nunmehr 51 Jahren mit begründet und während seiner Jenaer Zeit mit regstem Interesse gefördert. Hier hat er nicht nur in seinem Specialfach, sondern auch in den anderen Gebieten der Naturwissenschaften in höchstem Grade anregend gewirkt.

Die Gesellschaft gedenkt heute ihres langjährigen Ehrenmitgliedes in Dankbarkeit und hat mich beauftragt, den Kranz an seinem Denkmal niederzulegen.

Ein weiterer Kranz wurde im Auftrage des Directors des anatomischen Institutes in Zürich, Herrn Professors Dr. G. RUGE, früheren langjährigen Assistenten und Prosectors von GEGENBAUR, durch Herrn Dr. H. BLUNTSCHLI aus Zürich mit folgenden Worten niedergelegt:

Herr Professor GEORG RUGE, dem es zu seinem großen Bedauern nicht vergönnt ist, bei der heutigen Feier selbst anwesend zu sein, hat mich gebeten, diesen Kranz an der Büste seines hochverehrten, großen Lehrers niederzulegen — als ein Zeichen treuen Gedenkens und unversiegbarer Dankbarkeit für Wohltaten, die sein ganzes Leben erfüllen.

Endlich verband Herr Professor Dr. E. GÖPPERT, Prosector und Abteilungsvorstand am Heidelberger anatomischen Institut, zugleich früherer Assistent GEGENBAURS, die Niederlegung des Kranzes der Beamten der anatomischen Anstalt zu Heidelberg mit der Ansprache:

Im Auftrag der Angestellten des Institutes lege ich diesen Kranz am Denkmal CARL GEGENBAURS nieder. Wir Alle stehen heute und zeitlebens unter dem Eindruck seiner mächtigen Persönlichkeit. Als Mensch, Gelehrter, Lehrer und Leiter der Anstalt ist er uns in gleicher Weise ein unerreichtes Vorbild. Möge sein Bild, das den Eintretenden an der Schwelle des Hauses grüßt, ein Wahrzeichen sein und bleiben für den Geist, der in dieser wissenschaftlichen Anstalt herrscht.

Ein Festmahl versammelte danach die officiellen Vertreter, die von auswärts Gekommenen und eine Anzahl der Heidelberger Teilnehmer im Grand-Hotel.

Bei demselben wurde in einer Anzahl warm empfundener Tischreden seitens des Prorectors der Universität Heidelberg, Herrn Professor Dr. TRÖLTSCH, des Decans der medicinischen Fakultät, Herrn

Digitized by Google

Professor Dr. Kossel, des ersten Bürgermeisters von Heidelberg, Herrn Professor Dr. Walz, der Herren Professoren Böhtlingk aus Karlsruhe und Fürbringer aus Heidelberg der Heidelberger medicinischen Facultät, der Familie Gegenbaurs und der Zukunft seiner Kinder, des ausführenden Künstlers Professor Seffner, der Gäste, der geschäftsführenden Mitglieder des Comitees, Professor Fürbringer und Professor Göppert, und der Schule Gegenbaurs mit herzlichen Wünschen gedacht. Ferner wurde ein Teil der erhaltenen Telegramme und brieflichen Zuschriften verlesen, von denen u. a. die der beiden Ehrenvorsitzenden des Comitees, Staatsminister Dr. Freiherr v. Dusch Excellenz und Exprorector Geh. Rat Dr. Curtius, des Sohnes und Schwiegersohnes Gegenbaurs, Dr. jur. F. C. Gegenbaur in München und Oberstleutnant Nieland in Halberstadt, des Bildners der Büste, Prof. Seffner in Leipzig, des Geh. Rat Dr. Arnsperger in Karlsruhe, sowie der Comiteemitglieder Dr. Bayer in Mainz, Prof. Blanchard in Paris, Prof. Blochmann in Tübingen, Sanitätsrat Dr. Bresgen in Wiesbaden, Prof. Broman in Lund, Prof. Cattaneo in Genua, Prof. Clason, Prof. Hammar und Prof. Hultkrantz in Upsala, Geh. Med. Rat Dr. Dressler in Karlsruhe, Prof. Eggeling in Jena, Prof. Fibiger in Kopenhagen, Geh. Med. Rat Dr. Fischer in Pforzheim, Prof. Giacomini in Bologna, Prof. Grassi in Rom, Prof. Ernst Haeckel in Jena, Prof. R. Hertwig in München, Prof. Hoyer in Krakau, Prof. Hubrecht in Utrecht, Prof. Nicolas in Nancy, Dr. Nonne in Hamburg, Prof. Nussbaum in Bonn, Prof. Palmén, Prof. Grönroos und Dr. Schulman in Helsingfors, Prof. Retzius in Stockholm, Prof. Romiti in Pisa, Prof. Rosa in Florenz, Prof. G. Ruge in Zürich, Prof. G. Schwalbe in Straßburg, Lect. Shipley in Cambridge, Prof. Solger in Berlin, Prof. Ph. Stöhr in Würzburg, Prof. Swaën in Lüttich, Prof. Thane in London, Prof. Van Beneden in Lüttich, Geh. Rat Waldeyer in Berlin, Geh. Hofrat Wiedersheim in Freiburg, Oberbürgermeister von Heidelberg und Landtagspräsident Dr. Wilckens, z. Z. in Karlsruhe, und Prof. Zincone in Messina genannt seien.

Die Feier hinterließ allen Teilnehmern den Eindruck, daß hier das Andenken eines Mannes geehrt wurde, der als Mensch und Forscher in erster Reihe steht und dem die Nachwelt zu bleibender Verehrung und unauslöschlicher Dankbarkeit verpflichtet ist.

M. Fürbringer.

Digitized by Google

Digitized by Google

Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes.

1. Mitteilung. Das Acromerit des Amphioxus.

Von

Prof. Dr. B. Hatschek

in Wien.

Mit Tafel I.

Auf den Grundlagen weiterbauend, welche für die Segmenttheorie des Kopfes durch die klassischen Untersuchungen im Gebiete der vergleichenden Anatomie und Embryologie, insbesondere von GEGENBAUR und VAN WIJHE, gegeben waren, führte ich im Verlaufe der letzten Jahre eine Reihe von Untersuchungen aus, infolge welcher ich das Problem der Segmentierung des Wirbeltierkopfes im wesentlichen als gelöst betrachte.

Meine Arbeiten sind als weitere Ausführung einer vorläufigen Mitteilung zu betrachten, welche in Form eines auf der sechsten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Wien gehaltenen Vortrags (1892) vor mehr als 10 Jahren von mir veröffentlicht wurde. Jener Vortrag enthält das Programm, auf Grund dessen von dem damaligen Stande der Frage ausgehend, deren Lösung versucht werden sollte. Indessen sind im Verlaufe der Arbeit die dort geäußerten (in 50 Punkten formulierten) Anschauungen bestimmter gefaßt und im einzelnen auch verändert worden, und die Untersuchungen mußten auch vielfach über den dort gezogenen Rahmen ausgedehnt werden.

Einige auf diese Fragen Bezug nehmende hervorragende neuere Arbeiten — insbesondere diejenigen VAN WIJHES (1889—1902), KOLTZOFFS (1902) und andrer — sind mir hierbei sehr zustatten gekommen, wenn ich auch mit deren Ergebnissen in vielen Punkten nicht übereinstimme.

Digitized by Google

Das ganze große und scheinbar sehr verwickelte Problem setzt sich aus einer Anzahl von meist recht einfachen Einzelfragen zusammen, welche ich in einer Reihe von Mitteilungen, die mit der vorliegenden beginnen, erörtern werde.

Dabei sollen vor allem die tatsächlichen Befunde, welche zur Beantwortung der Frage beitragen, vorgebracht werden. Immerhin werden aber manche Betrachtungen theoretischer Art, welche den Gang der Untersuchung rechtfertigen, schon da ihren Platz finden.

Die Lösung des Gesamtproblems wird sich dann fast von selbst ergeben. Sie soll der Gegenstand einer zusammenfassenden Schlußbetrachtung sein.

Die hier vorliegende erste kleinere Mitteilung (auf Punkt 1 und 2 meines vorläufigen Berichtes Bezug nehmend) beginnt mit der Erörterung einiger einfacher Befunde am rostralen Körperende des *Amphioxus*, deren weittragende Bedeutung erst aus dem Vergleich mit den Cranioten hervorgehen wird. Es möge auch nicht unbemerkt bleiben, daß durch die Wahl der abgebildeten Schnitte und die Betrachtungsweise derselben schon in dieser einleitenden kleinen Schrift angestrebt wurde, zu der richtigen Stellungnahme in bezug auf das Gesamtproblem hinzuführen.

Ein Blick auf die Frontalschnitte des Vorderendes (Fig. 1 und 2) gibt uns Einsicht in ein Verhalten, welches für die Beurteilung des *Amphioxus* von fundamentaler Bedeutung ist, nämlich die annähernd homonome Segmentierung der episomatischen Organe (Episomite nebst ihren Myomeriten, ferner Neuromeriten usw.), es zeigt sich aber auch die Sonderstellung jener vordersten Gebilde, die wir als die einzelnen Bestandteile des Acromerits betrachten werden. Die Regionenbildung des Körpers von *Amphioxus* kömmt nur in der heteromeren Ausgestaltung des Hyposoma zum Ausdruck, welche bekanntlich mit einer Verwischung ihrer ursprünglichen Metamerie einhergeht, und welche zu der Homomerie des Episoma in einem scharfen Gegensatze steht.

Von den »rostralen Mesodermgebilden«, welche jenem Acromerit zugehören, wird im Verlaufe unsrer Mitteilungen wiederholt die Rede sein; es sind dies die unter und über der Chorda gelagerten Sub- und Suprarostralhöhlen und die seitlich von der Chorda gelagerten rostralen »Episomitfortsätze«. Die letzteren bilden den eigentlichen Gegenstand der vorliegenden Abhandlung.

Diese letztgenannten Gebilde wurden zunächst bei dem Studium der Embryologie entdeckt, indem ich selbst dieselben als nach vorn

Digitized by Google

auswachsende Fortsätze des ersten typischen Ursegments an frühen embryonalen Stadien (Embryo mit acht Ursegmenten) beschrieb (1881). Bei den erwachsenen Tieren wurden sie sodann von RAY-LANKESTER dargestellt (1889), der einige treffende Bemerkungen über dieselben machte.

Der zugehörige »rostrale Muskelfortsatz« ist bei der Larve von mir nachgewiesen worden (1881). Ein Rudiment des Muskels glaubte ich auch am erwachsenen Tiere gesehen zu haben (1892). Dieser letzteren Angabe wurde von NEAL (1898) widersprochen, und zwar mit vollem Rechte, wie auch aus den weiter unten folgenden Ausführungen hervorgehen wird. Auch VAN WIJHE (1902) äußerte sich in gleicher Weise.

Die Auffassung, daß der rostrale Muskelfortsatz als einem besonderen rudimentären Segmente zugehörig aufzufassen ist, wurde in meinem vorläufigen Berichte zuerst aufgestellt und fand teils Widerspruch (KOLTZOFF, VAN WIJHE, 1902), teils Zustimmung (FÜRBRINGER, 1897, GEGENBAUR, 1902). Diese theoretische Frage wird aber in der vorliegenden Abhandlung nur gestreift und wird erst nach Mitteilung gewisser Befunde bei den Cranioten zur definitiven Erörterung kommen.

Für die Beurteilung der Metamerie des *Amphioxus*-Körpers sind vor allem jene Tatsachen von entscheidender Bedeutung, welche das Auftreten der embryonalen Mesodermsegmente oder Ursegmente (»Protosomite«)[1] und deren weitere Ausgestaltung betreffen.

Bekanntlich erfahren die Ursegmente späterhin eine Sonderung in einen dorsalen oder episomatischen Abschnitt, der Urwirbel oder »Episomit«[1] benannt werden wird und welcher die Segmentierung beibehält, die auch in den von ihm gebildeten Myotomen (Myomeriten) nebst Myosepten zeitlebens ausgeprägt bleibt — und einen ventralen oder hyposomatischen Teil, der durch den Schwund der septalen Scheidewände die Segmentierung einbüßt, und den wir als Seitenplatten oder »Hyposomite«[1] (letztere Bezeichnung berücksichtigt die ursprüngliche segmentale Zugehörigkeit) bezeichnen werden.

Eine besondere Beachtung erheischt das Verhalten der vordersten Mesodermsegmente, mit welchen wir in der vorliegenden und auch in einigen später folgenden Mitteilungen uns spezieller beschäftigen; es sollen dabei folgende Punkte vornehmlich erörtert werden.

Ein für *Amphioxus* sehr charakteristisches und zugleich äußerst

[1] Neuer Terminus.

Digitized by Google

wichtiges und primitives Merkmal besteht darin, daß die Episomitenreihe (nebst ihren Myotomen) sich in wesentlich gleichartiger homonomer Ausbildung bis an das vorderste Körperende erstreckt.

Das vorderste Episomit (und sein Myotom wenigstens im larvalen Zustande) ist ein überwertiges, d. h. es besitzt einen eigens gearteten vorderen Abschnitt, dessen Bedeutung wir vorläufig unerörtert lassen. Wir wollen diesen vorderen Teil als rostralen Episomitfortsatz oder Acro-Episomit benennen im Gegensatz zu dem hinteren, der als typischer Teil des ersten Episomits zu betrachten ist.

Mit dem Acro-Episomit korrespondiert als hyposomatische Bildung, d. i. als Acro-Hyposomit, die larvale »Subrostralhöhle«, welche aber von ersterem unabhängig ihre Entstehung nimmt. Wir werden deren merkwürdige Bedeutung und definitive Umbildung in einer besonderen Mitteilung ausführlicher erörtern.

Auch am Medullarrohre findet sich vor dem ersten typischen Medullarsegment oder ersten Neuromerit ein besonderes Acro-Neuromerit; dasselbe wird (im wesentlichen) durch das primitive Cerebralbläschen repräsentiert.

Die genannten mesodermalen und medullaren Gebilde (Acro-Episomit, Acro-Hyposomit, Acro-Neuromerit) gehören einem vor den typischen Metameriten gelegenen Körperabschnitte an, den wir als Acromerit bezeichnen wollen. Es wird zu erörtern sein, ob derselbe etwa im ganzen oder zum Teil einem veränderten Metamerit entspricht, oder als eine dem ersten Metamerit zugehörende Bildung oder aber als Ausdruck einer unsegmentierten vorderen Körperregion zu betrachten ist. Wir kommen auf diese Fragen, die wir vorläufig offen lassen, erst in einer späteren Mitteilung zurück.

Zum Verständnis der vordersten Mesodermsegmente ist es erforderlich, von den bekannten embryonalen Zuständen auszugehen. Bei der Entwicklung des *Amphioxus* reicht sowohl die Anlage der Chorda als die des Mesoderms anfangs nicht bis an das Vorderende des Embryo. Die Anlage des Hirnbläschens erstreckt sich über diese Gebilde hinaus, und zwar bis nahe an den vorderen Pol; die ventral davon gelegene vorderste Kuppel des Endoderms bleibt zunächst undifferenziert und liefert erst etwas später das rostrale Ende der Chorda und des Mesoderms. Das rostrale Chordaende entsteht als

Digitized by Google

dorsale mediane Falte dieses Endoderms; beiderseits davon finden sich ein paar röhrenförmige Mesodermgebilde, welche nach den bisherigen Forschungen nur als Auswüchse des bereits früher gebildeten, weiter hinten gelegenen Ursegmentpaares entstehen sollen. Der restliche ventrale Teil der Entodermkuppel liefert die eigentümlichen, früher als »Entodermsäckchen« von mir bezeichneten Gebilde, deren neuerdings mehrfach betonten mesodermalen Charakter wir in einer späteren Mitteilung genauer erörtern werden. Das rechtsseitige Säckchen liefert die epitheliale Auskleidung der larvalen »subrostralen Höhle« (woraus später die rechtsseitigen vorderen »Wangenkanäle« entstehen) nebst einem eigentümlichen larvalen Muskel (Subrostralmuskel). Das linksseitige Säckchen, dessen Vorhandensein in neuerer Zeit Legros (1898) bestritten, MacBride (1900) aber wieder bestätigt hat, wird wohl kaum an der Bildung des Mundwimperorgans beteiligt sein, wie ich seinerzeit beschrieb, sondern liefert wahrscheinlich andre Gebilde, besonders die schon bei der Larve als rudimentäre Anlagen nachweisbaren linksseitigen Wangenkanälchen.

Behalten wir zunächst die vorderen Verlängerungen des ersten Ursegmentpaares im Auge, also jene Gebilde, welche wir als schmale nach vorn auswachsende rostrale Mesodermgebilde längs der Seitenflächen der Chorda vorfanden.

Das genannte Ursegment sondert sich später in typischer Weise in einen episomatischen Teil (Urwirbel oder Episomit) und einen hyposomatischen (Seitenplatten oder Hyposomit); letzterer schließt sich mit Verlust der segmentalen Abgrenzung den nachfolgenden Hyposomiten an. An dem Rostralfortsatz bemerken wir nun, daß er nur mit dem Episomit in Zusammenhang steht und keinerlei Beziehungen zu dem Hyposomit behält. Er kann nun präziser als »rostraler Episomitfortsatz« bezeichnet werden, und er besitzt auch einen rein episomatischen Charakter. Dieser prägt sich nicht nur in seiner parachordalen Lagerung, sondern auch in seiner folgenden histologischen Differenzierung aus. Es ist bekannt, daß aus der medialen Wand aller Episomite sich das parachordale Muskelband (erste Anlage des Seitenrumpfmuskels) und das Sclerablatt entwickelt, während die laterale Wand das dermale Bindegewebsblatt (oder »Cutisblatt«) darstellt. Ähnlich verhält sich auch der Episomitfortsatz. Nach meinen Beobachtungen (1881) setzen sich an Embryonen und an jüngeren Larvenstadien die Muskelfasern des ersten Myotoms auch längs der medialen Wand des Rostralfortsatzes seiner ganzen Länge nach fort — ein Verhältnis, das sich später ändert, indem die Muskel-

Digitized by Google

fasern des vordersten Myotoms schon an älteren Larven nur bis in die Gegend des Cerebralbläschens sich erstrecken. Wenn die Rostralfortsätze als die Episomite einer besonderen Region zu betrachten sind (welche als Acromerit vor dem ersten typischen Metamerit gelegen ist, und deren besondere Bedeutung von uns später noch ausführlich erörtert werden wird), dann sind die subrostralen Säckchen, deren rein hyposomatischer Charakter nachgewiesen werden wird, als das zugehörige Acro-Hyposomit anzusehen, wie dies schon früher erwähnt wurde. An den Larven ist ferner schon in frühen Stadien ein dorsal von der rostralen Chorda vor dem Cerebralbläschen gelagertes Säckchen zu finden, das als Suprarostralsäckchen (beziehungsweise Suprarostralhöhle) bezeichnet werden soll; die erste Entstehung desselben ist unbekannt (Ray-Lankester und Willey, 1890, Hatschek, 1890, Willey, 1891).

Ein Querschnitt durch das Rostrum des erwachsenen *Amphioxus* zeigt in höchst interessanter Weise die Persistenz der obengenannten morphologisch bedeutsamen Gebilde (Fig. 10). Nebst den seitlich von der Chorda gelegenen Höhlen der Episomitfortsätze (*RmyC*) findet man ventral und dorsal gelegene Hohlräume (*RhypC*, *RepC*), welche — wie wir in einer folgenden Mitteilung tatsächlich nachweisen werden — aus den subrostralen und suprarostralen Höhlen der Larve ableitbar sind. Diese Höhlen sind durchaus nicht mit den dorsalen und ventralen Flossenhöhlen zu vergleichen, wie dies früher allgemein geschehen ist. Denn die Flossenhöhlen werden erst am Schlusse der lange dauernden Larvenperiode gebildet, während die subrostralen und suprarostralen Höhlen sehr ursprüngliche Gebilde sind, die schon in früher Embryonalperiode angelegt werden.

Erwähnenswert ist ein eigentümlicher Zusammenhang des Epithels der subrostralen und suprarostralen Höhlen mit dem Epithel der paarigen rostralen Episomitfortsätze, welche durch zarte membranöse Verbindungslamellen hergestellt wird. Obzwar diese Lamellen nur bindegewebiger Natur sind, so sieht es doch aus, als ob sie die Stelle eines ursprünglichen Zusammenhangs der Epithelien selbst andeuten würden; dies steht aber im Widerspruch mit der frühzeitigen Selbständigkeit jener Höhlen und ihrer Epithelien[1]. Nach den anatomischen Befunden zeigen die Sub- und Suprarostralhöhlen

[1] Ursprünglich stehen die Epithelsäcke an jenen Stellen in direkter Berührung. Später werden sie durch die sich bildende Gallerte auseinandergedrängt, und zugleich werden an jenen Stellen zwischen ihnen die bindegewebigen Verbindungslamellen gebildet.

Digitized by Google

mit den von ihnen abgegliederten Hautkanälen eine große Ähnlichkeit mit den Flossenhöhlen, insbesondere mit jenen des Schwanzendes. Die Entwicklungsgeschichte gibt aber Aufschluß über die besondere Entstehung und die sehr merkwürdige Bedeutung jener Gebilde, wie dies in einer späteren Mitteilung ausführlicher dargelegt werden soll.

Die Betrachtung der Horizontalschnitte, welche in der Höhe der Chorda und des Medullarrohres durch den Vorderkörper des *Amphioxus* geführt sind (Fig. 1 und 2), ergibt einen geradezu schematischen Überblick seines metamerischen Verhaltens.

Die wichtigsten segmentbestimmenden Merkmale stehen in Beziehung zu den Myosepten (auf deren bekannte asymmetrische Lagerung bei *Amphioxus* hier nicht näher eingegangen werden soll); durch die Myosepten werden die Episomithöhlen (oder Myocöle) voneinander segmental abgegrenzt, und ebenso werden auch die von der medialen Wand dieser Höhlen gebildeten Myomerite (Myotome), sowie auch die sekundär zwischen Chorda und Myomerite sich einschiebenden Scleromeritfalten (Sclerotomfalten) nebst ihren Sclerocölen durch dieselben geschieden. In den Myosepten verlaufen die septalen (oder dorsalen) Nervenwurzeln, deren Ursprung am Medullarrohre die Grenzen der segmentalen Abschnitte desselben, d. i. der Neuromerite, bildet. Die ventralen oder myalen Nervenwurzeln dagegen gehen zwischen den Septen im Verlaufe des Neuromerits von demselben ab.

An das vorderste typische Episomit schließt sich der Episomitfortsatz an (den wir als Acro-Episomit betrachten); seine Episomithöhle geht ohne Abgrenzung in die Höhle des Episomitfortsatzes über; in dem Episomitfortsatz findet sich eine spitz auslaufende Sehne, welche als Verlängerung des vordersten typischen Muskelsegments erscheint. Auch das vorderste typische Neuromerit setzt sich in einen kurzen, als primitives Hirnbläschen bekannten besonderen Endabschnitt des Medullarrohres fort (Acro-Neuromerit). Die Grenze zwischen beiden bildet der erste typische Dorsalnerv, welcher aber nicht in einem Septum verläuft, da ein solches zwischen Episomitfortsatz und erstem typischen Episomit nicht vorhanden ist. Da auch vom Vorderende des Cerebralbläschens ein rostraler Nerv abgeht, welcher — wie wir anderwärts ausführlicher erörtern werden — ebenfalls auf den Typus der septalen Nerven zurückzuführen ist, so ist auch der vorderste cerebrale Abschnitt des Rohres an seiner vorderen und hinteren Grenze von einem nach dem Typus

Digitized by Google

der septalen Nerven sich verhaltenden Nervenpaare begrenzt; ein ventrales (myales) Nervenpaar fehlt aber diesem Abschnitt.

In folgendem soll das Verhalten des ersten typischen Episomits und des Episomitfortsatzes bei dem entwickelten Tiere genauer beschrieben werden.

Der Episomitfortsatz bildet beiderseits der Chorda je einen langen, hohlen Fortsatz, welcher anfangs — das ist dicht vor der Hirnregion — noch die ganze Breite ihrer Seitenfläche einnimmt (Fig. 10), weiter vorn aber sich sehr verschmälert und die Seitenfläche der Chorda nicht mehr bedeckt (Fig. 9). Er besteht durchwegs aus Plattenepithel, welches seitlich als »dermales Grenzepithel« zur Bildung der dermalen Gallerte und der Cutis in Beziehung steht und medial als Sclerablatt an der Bildung des perichordalen Gewebes Anteil hat. Muskelfasern fehlen diesem medialen Blatte; als Fortsetzung des typischen ersten Myomerits findet sich aber hier eine anfangs breite und platte, nach vorn dann ganz allmählich spitz auslaufende Sehne. Dieselbe ist dem perichordalen Gewebe eingelagert und ist von dem medialen Grenzepithel bedeckt. Eine Sclerotomfalte und ein Sclerocöl ist hier nicht vorhanden und es ist daher das Querschnittsbild des Episomites hier ein sehr vereinfachtes (vgl. VAN WIJHE, 1902 und auch RAY-LANKESTER, 1889).

Einen guten Überblick des Verhaltens dieser Sehne zu dem ersten typischen Myomerit gewinnt man an Sagittalschnitten (Fig. 8). Der Vorderrand des Muskels bildet eine winklig geknickte Linie mit vorderer Spitze, ähnlich wie an den echten Myosepten. Die Endsehne umgreift mit ihrem breiten Ansatz diesen Vorderrand des Muskels und verschmälert sich dann rasch zu einem weiterhin nach vorn ganz allmählich spitz auslaufenden langen Bande. — In meiner vorläufigen Mitteilung hielt ich diese Sehne für ein deutlicher als bei der Larve abgegliedertes vorderes Myomerit; die Beobachtung war an Übersichtspräparaten gemacht, welche so hergestellt waren, daß das Rostrum nach Färbung mit Karmin und Entfernung seines äußeren Epithels in der Medianebene halbiert und mittels Glycerin durchsichtig gemacht worden war; an solchen dicken Präparaten war aber die histologische Beschaffenheit von Muskel und Sehne nicht erkennbar. Die hier beschriebene Sehne entsteht auch nicht etwa aus dem larvalen Muskelfortsatz, sondern dieser schwindet und es bildet sich an seiner ursprünglichen Stelle die Sehne[1].

[1] Ganz zutreffend sagt VAN WIJHE (1902), l. c., S. 69, folgendes aus:

Digitized by Google

An Frontalschnitten, in der Höhe der Chorda geführt (Fig. 2 und 6), überblickt man gleichfalls gut die Beziehungen zwischen vorderstem Myomerit und Sehne. Man sieht, daß die Myomerite nach vorn an Dicke abnehmen und das vorderste selbst gegen die Sehne sich zuspitzt. An diesen Schnitten ist insbesondere auch das Verhältnis der hier in Betracht kommenden Hohlraumsysteme übersichtlich zu beobachten. In dem vordersten typischen Episomit (Fig. 6) ist lateral vom Muskel das Myocöl, medial von demselben das Sclerocöl (zwischen Fascienblatt und axialem Bindegewebsblatt) zu finden; nur der laterale Hohlraum setzt sich in den Episomitfortsatz fort, während das Sclerocöl schon an dem Sehnenfortsatz endet. — Das Sclerocöl des ersten typischen Episomits zeigt übrigens eine Besonderheit, die an den Querschnitten (Fig. 11) ins Auge fällt. Der Hohlraum ist nämlich nicht nur an dem dorsalen Rande des Muskels, wo bekanntlich der Fundus der Sclerotomfalte sich befindet, gegen das laterale Myocöl abgeschlossen, sondern es findet sich (im Gegensatz zu dem allgemeinen Verhalten der Episomite) ein ähnlicher Abschluß auch am ventralen Muskelrande. In die beiden dort befindlichen Anheftungsbänder, welche von den Grenzepithelien einerseits des Myocöls und anderseits des Sclerocöls bekleidet sind, findet man die Faserbündel des Sehnenansatzes eingelagert. Nur am Hinterende des Episomits findet man das Sclerocöl ventralwärts gegen das Myocöl geöffnet; das ist wohl die Stelle, von welcher aus die Einwucherung der Sclerocölfalte stattgefunden haben mag. Auch in dem dorsalen Bande sind einzelne Lücken (bei Durchsicht der Querschnittserie) zu finden, die wohl nur sekundäre Bedeutung haben.

Die Sehne, welche in ihrem rostralen Verlaufe überall von dem axialen Grenzepithel bedeckt erscheint, besteht an ihrem dickeren Ansatzende aus einer mehrfachen Schicht von Fasern; nach vorn wird sie dünner und es verbleibt nur eine Faserschicht, die aus den verlängerten oberflächlichen Fasern hervorgeht, wie aus dem Frontal-

---

»Hatschek (1892) erwähnt beim ausgebildeten Tiere Reste von Muskelfibrillen am vorderen, inneren Rande des ersten, gut ausgebildeten Myotomes. Auch ich sehe auf Sagittalschnitten im hinteren Teile der medialen Wand der seitlichen Schnauzenhöhle longitudinal verlaufende, kernlose Fibrillenbündel, welche an der vorderen Spitze der Myotheca des zweiten Myotomes (des ersten gut ausgebildeten) entspringen. Weiter nach vorn werden diese Bündel dünner und schwerer sichtbar. Dieselben bestehen aber nicht aus Muskel-, sondern aus Bindegewebsfibrillen.«

Digitized by Google

schnitt (Fig. 6) ersichtlich ist. — Das Gewebe der Sehne besteht aus groben, im Querschnitte meist polygonalen, durch Karmin stark tingierbaren Fasern, welche vorn im Rostrum, wie erwähnt, eine einfache Schicht bilden (Fig. 10), zu welcher in der Nähe des Muskels noch eine mehrfache Schicht tieferer, an manchen Präparaten schwächer tingierter Fasern kommt. Die Bildung dieser Fasern ist wohl den benachbarten Epithelzellen des Myocöls und wohl auch des Sclerocöls zuzuschreiben. An der Grenzlinie zwischen Muskel und Sehne ist ein feinfaseriges, lockeres Bindegewebe eingeschaltet (Fig. 6, 7, 8), welches eingelagerte größere rundliche Zellen (*bz* Fig. 7) enthält; solch ein zellenhaltiges Bindegewebe ist im Körper des *Amphioxus* eine sehr vereinzelte und daher auffallende Erscheinung. Diese Bindegewebszellen sind — nach der Lage zu urteilen — von dem Vorderende des Sclerocöls, woselbst dauernd rundlichere Epithelzellen sich finden, eingewandert; öfters sind auch einige kurze Epithelkanälchen, vom vorderen blinden Ende des Sclerocöls ausgehend, zu beobachten.

Es erscheint die Annahme naheliegend, daß die rostrale Sehne, wenn auch funktionell verschieden, so doch morphologisch einem Myomerit gleichwertig sei. Ich halte aber diese Meinung nicht für richtig — selbst wenn man geneigt wäre anzunehmen, daß das larvale vorderste Myomerit doppelwertig (oder überwertig) ist. Gegen den segmentalen Charakter der Sehne läßt sich der Umstand geltend machen, daß auch an einer Anzahl nachfolgender Myomerite eine wenn auch viel geringere sehnenartige Bildung zu finden ist. Die Sehnenfasern gehen von dem winklig verlaufenden Vorderende der Myomerite, und zwar besonders vom dorsalen Teil derselben, aus und dringen in schrägem Verlaufe in das Myoseptum ein. Von geringerem Belang für diese Frage ist der Befund, daß das letzte Myotom im Schwanze nach hinten ebenfalls mit einer zarteren longitudinalen Sehne endigt.

Von einigem Interesse für die Beurteilung des rostralen Episomitfortsatzes und seiner Höhle überhaupt ist auch der Vergleich mit dem hintersten caudalen Segmente. Das letzte Episomit, dessen Muskel übrigens nur rudimentär entwickelt in beträchtlicher Entfernung von dem Chordaende liegt, entsendet — wie an den Frontalschnitten (Fig. 4 und 5) ersichtlich ist — einen beiderseits der Chorda bis nahe an deren Hinterende sich erstreckenden »caudalen Episomitfortsatz« (*TmyC*), an dessen medialer Wand, wie erwähnt, ebenfalls eine zarte longitudinale Sehne verläuft.

Digitized by Google

Ein andrer für die Frage der Segmentnatur des rostralen Episomitfortsatzes vergleichsweise in Betracht kommender Befund ist die nur unvollkommene Scheidung des letzten Myocöls von dem vorletzten (Fig. 5). Das trennende Myoseptum ist nur an der Dorsalseite in beträchtlicher Ausdehnung entwickelt, so daß man an Frontalschnitten in der Höhe des Medullarrohres (Fig. 3) und im dorsalen Bereiche der Chorda (Fig. 4) die Trennung der beiden letzten Myocöle wahrnimmt, während ein Frontalschnitt in der Höhe der ventralen Chordaregion (Fig. 5) das Septum nur angedeutet und die beiden letzten Myocöle in offenem Zusammenhange zeigt. Dieses Verhalten ist aber vielleicht nur von sekundärer Bedeutung.

Man wird in der vorliegenden Mitteilung nicht viele völlig neue Beobachtungen vorfinden, sondern mehrfach nur Feststellungen, Bestätigungen und genauere Ausführungen. Dies liegt wohl teilweise daran, daß die Präparate und Zeichnungen, unmittelbar nach meiner vorläufigen Mitteilung (HATSCHEK, 1892), schon im Jahre 1893 fertiggestellt wurden, und zwar geschah dies unter Beihilfe meines damaligen Assistenten, Herrn Prof. CORI und des Präparators Herrn BERGMANN und Zeichners Herrn KASPER, welchen ich an dieser Stelle für ihre Bemühungen danke. Durch neuere Arbeiten (NEAL, 1898, VAN WIJHE, 1902) sind also viele der Tatsachen schon bekannt geworden, so daß diesbezüglich meine Schrift nur eine Bestätigung der Angaben jener Autoren bildet. Der Hauptzweck der vorliegenden Mitteilung ist aber die Hervorhebung des deskriptiv anatomischen Begriffes des Acromerits, als eines Körperteils, der von den nachfolgenden typischen Körpersegmenten sich unterscheidet. Wir unterlassen vorläufig die theoretische Erörterung, ob dasselbe etwa einer unsegmentierten Region, oder dem Teilstücke eines Segments, oder einem ganzen Segmente, oder gar einer Vielheit von Segmenten entspricht. Die hier folgende Übersicht bezieht sich auf die tatsächlichen Befunde unsrer Arbeit.

Zusammenfassung der Resultate.

Der »rostrale Episomitfortsatz« enthält eine langgestreckte, seitlich von der Chorda sich erstreckende Höhle, welche eine direkte Fortsetzung des ersten Myocöls ist.

Der »rostrale Episomitfortsatz« enthält kein besonderes »Myomerit«.

Das sogenannte erste Myomerit, welches bei den jün-

Digitized by Google

geren Larven ohne Abgrenzung in einen langen rostralen Myomeritfortsatz ausläuft, reicht bei dem entwickelten Tiere nicht so weit nach vorn, sondern endet ungefähr neben dem Cerebralbläschen; vom Vorderrand desselben geht aber eine lange dreieckige, nach vorn spitz auslaufende Sehne aus, welche der medialen Wand des Episomitfortsatzes eingelagert ist.

Das erste Sclerocöl reicht nach vorn nur so weit wie der Muskel; es ist nicht nur dorsal, sondern in großer Ausdehnung auch ventral gegen das Myocöl abgeschlossen und steht nur am hinteren Ende des Segments ventralwärts mit dem Myocöl in Verbindung.

Auch am Vorderrande andrer typischer Myomerite finden sich Sehnenfasern, welche in das nächstvordere Myoseptum eindringen.

Das letzte Episomit entsendet nach hinten jederseits einen seitlich längs der Chorda sich erstreckenden hohlen »terminalen Episomitfortsatz«, in dessen medialer Wand als Verlängerung des letzten Myomerits eine zarte Endsehne verläuft.

Das letzte Myocöl ist von dem vorletzten nur unvollkommen geschieden.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Fürbringer, M. (1897), Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen usw. In: Festschrift für C. Gegenbaur.

Gegenbaur, C. (1898—1901), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Hatschek, B. (1881), Studien über die Entwickelung des Amphioxus. Arbeiten Zool. Inst. Wien. IV.

—— (1892), Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verh. Anat. Gesellschaft. VI.

—— (1890), Amphioxus. In: Leuckart und Nitsche. Wandtafeln. Taf. LXXII.

Koltzoff, N. K. (1902), Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri usw. Moskau. (Übersetzung der russischen Arbeit aus dem Jahre 1901.)

Lankester, E. Ray, (1889), Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus. Quart. Journ. Micr. Sc. XXIX.

Lankester, E. Ray, and Willey, A. (1890), The Development of the atrial Chamber of Amphioxus. Ebenda. XXXI.

Legros, R. (1898), Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus etc. Arch. d'Anat. Micr. I und II.

Digitized by Google

MacBride, E. W. (1900), Further Remarks on the Development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. XLIII.
Neal, H. V. (1898), The Segmentation of the Nervous System in Squalus Acanthias. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXX.
Van Wijhe, J. W. (1902), Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. In: »Petrus Camper«. I.
Willey, A. (1891), The later larval Development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXII.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Allgemeine Bezeichnungen:

bz Bindegewebszellen an der Basis der Rostralsehne,
Ch Chorda dorsalis,
Cut Cutis,
Ect äußeres Körperepithel,
FCd, *FCv* dorsale, bzw. ventrale Flossenhöhlen und Flossenkanäle,
FG Flimmergrube,
GL epitheliale Grenzlamelle des lateralen und medialen Bindegewebes,
ligf Fasern der Rostralsehne,
Med Medullarrohr,
myC Myocöl,
myf Muskelfibrillen,
myM Myomerit (= Myotom),
myS Myoseptum (= Myocomma),
N Nervenzweige,
NI präcerebraler Nerv,
NII postcerebraler Nerv,
Nmy Myalnerven (motorische Spinalnerven),
Nsept Septalnerven (sog. sensible Spinalnerven),
NT auf das letzte Myotom folgender, terminaler sensibler Spinalnerv,
OR Mundring (mit innerem und äußerem Mundringkanal, Mundringknorpel und Mundringmuskeln),
RepC Subrostralhöhle nebst Kanälen,
RhypC Suprarostralhöhle nebst Kanälen,
Rlig Rostralsehne,
RmyC rostraler Myocölfortsatz oder Höhle des Epimeritfortsatzes,
scC Sclerocöl,
Sd subdermales Bindegewebe,
TmyC terminaler (= caudaler) Myocölfortsatz.

Sämtliche Figuren stellen Schnitte durch den erwachsenen 4—5 cm langen *Amphioxus* (Fundort Faro bei Messina) dar.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt des Vorderendes in der Höhe des Medullarrohres; der Abgang der Myalnerven (*Nmy*) ist getroffen, während die

Digitized by Google

Septalnerven (*Nsept*) bereits in dem subdermalen Gewebe angelangt sind (der Abgang dieser Nerven ist an weiter dorsal geführten Schnitten zu finden). — Zu beachten ist die vor dem Cerebralbläschen gelegene Suprarostralhöhle (*RepC*).

Fig. 1 *a*. Vorderende des Medullarrohres nebst Flimmergrube (*FG*) und Nervenwurzeln, nach Schnitten derselben Serie, wie Fig. 1 und 2, aufkonstruiert.

Fig. 2. Frontaler Längsschnitt des Vorderendes in der Höhe der Chorda. — Zu beachten ist das rostrale Myocöl (*RmyC*) und die Rostralsehne (*Rlig*).

Fig. 3. Frontaler Längsschnitt des Hinterendes in der Höhe des Medullarrohres. — Zu beachten ist der auf das letzte Myomer (*myM*) folgende letzte sensible Spinalnerv (*NT*).

Fig. 4. Desgl. in der Höhe der Chorda. — Zu beachten ist der von dem letzten Myocöl (*myC*) ausgehende »caudale Myocölfortsatz« (*TmyC*).

Fig. 5. Ebenfalls durch die Chorda mehr ventral geführter Schnitt. — Zu beachten ist die Unvollständigkeit des letzten Myoseptums (*myS*) und der dadurch bedingte Zusammenhang zwischen dem vorletzten und letzten Myocöl (*MyC, myC*), sowie auch der vom letztgenannten ausgehende »caudale Myocölfortsatz«.

Fig. 6. Ein Teil des in Fig. 2 abgebildeten Schnittes stärker vergrößert; derselbe zeigt das Verhältnis des ersten Myomerits (*myM*) zu der rostralen Sehne (*Rlig*). Ferner ist zu beachten der Übergang des ersten Myocöls (*myC*) in den rostralen Myocölfortsatz (*RmyC*) und die Endigung des Sclerocöls (*scC*) an der Basis der Rostralsehne.

Fig. 7. Teilstück eines ähnlichen Schnittes noch stärker vergrößert, um die an der Basis der Rostralsehne gelegenen Bindegewebszellen (*bz*) zu zeigen.

Fig. 8. Flächenschnitt durch das erste Myotom und den proximalen Teil der Rostralsehne.

Fig. 9. Querschnitt durch den vorderen Teil des Rostrums; der rostrale Myocölfortsatz (*RmyC*) ist daselbst schon sehr schmal; der ventrale Flossensaum biegt nach rechts ab.

Fig. 10. Querschnitt durch den proximalen Teil (Basis) des Rostrums; der ventrale Flossensaum biegt nach rechts ab, um sich in die rechtsseitige Mundwand fortzusetzen. — Zu beachten sind die sehr zarten membranartigen Verbindungen, welche die Suprarostralhöhle (*RepC*) und Subrostralhöhle (*RhypC*) beiderseits mit dem rostralen Myocöl (*RmyC*) verbinden. Unterhalb der medialen Grenzlamelle (*Gl*) sind die Querschnitte der Fasern der Rostralsehne zu beachten.

Fig. 11. Querschnitt des Körpers aus der vordersten Mundregion. Das Sclerocöl (*scC*) ist an seinem oberen und unteren Rande gegen das Myocöl abgeschlossen, und zwar durch eine am oberen und unteren Rande des Muskels angeheftete Scheidewand, innerhalb welcher die basalen Ausläufer der Rostralsehne zu beobachten sind.

Fig. 12. Querschnitt aus dem Schwanze, dort wo der caudale Myocölfortsatz (*TmyC*) beginnt; auf der einen Seite ist noch das Myomerit getroffen. — Zu beachten sind die Beziehungen der Flossenkanäle (*FCd, FCv*) zu dem Myocöl.

Digitized by Google

Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten.

(3. Fortsetzung.)

Von

Dr. Albert Fleischmann,

Professor der Zoologie und vergl. Anatomie in Erlangen.

Die Umbildung des Urodäums der Säugetiere in die eigenartige Stilform, daß der Darm und der künftige Sinus urogenitalis durch das enge, dem Ectoderm der Afterlippe angeschmiegte Analrohr verbunden sind, hat mir vor zwei Jahren die Frage nahe gerückt, wie das Analrohr aus dem einfachen, weiten Urodäum herausmodelliert wird. Meine Hoffnung, durch die Lektüre der früher erschienenen Literatur rasche Aufklärung zu gewinnen, war jedoch trügerisch. Denn das kritische Studium der einschlägigen Arbeiten zeigte, daß die meisten Angaben über die Veränderungen der embryonalen Kloakenanlage nicht durch gründliche Erfahrung erhärtet sind, und daß die neueren Arbeiten aus den letzten 20 Jahren trotz der fortgeschrittenen Technik wenig greifbare Resultate gezeitigt haben.

Bloß die Untersuchungen von TOURNEUX, welche ich vorher lange selbst verkannt hatte, waren wegen der Vollständigkeit der Beobachtung und Klarheit der Schlußfolge rühmend auszunehmen. Sie wurden durch unsre Studien vollauf bestätigt. Aber TOURNEUX hatte ebenso wie wir unter dem Mangel kleiner Embryonen gelitten, so daß es unmöglich gewesen war, die frühen Phasen der Kloake zu enträtseln.

Daher traf ich sofort Anstalten, die Lücke auszufüllen. In der Erwägung, daß das erforderliche Material vielleicht am raschesten bei Meerschweinchen (*Cavia cobaya*) zu finden sei, beauftragte ich den geschickten und zuverlässigen Präparator am hiesigen Institut, TH. HIRTZ, mit der Überwachung und Zucht einer Meerschweinchenherde.

Digitized by Google

Seiner Hingabe gelang es, binnen ein paar Monaten die von mir gewünschten Stadien herbeizuschaffen. Nachdem ich viele Längs- und Querschnittserien durch dieselben gemacht und erkannt hatte, daß die Entwicklung des Urodäums ein sehr komplizierter plastischer Vorgang sei, übergab ich die Präparate meinem Schüler H. DIMPFL zum eingehenden Studium und zur Herstellung der für das volle Verständnis erforderlichen Rekonstruktionsmodelle. Ich glaube, mit ihm die wesentlichen Erscheinungen begriffen zu haben, und übergebe seinen Bericht dem Drucke.

Zugleich veranlaßte ich Herrn Dr. J. SCHWARZTRAUBER zu neuen Studien über das Schicksal des Analrohres, weil sich herausstellte, daß Schafembryonen dafür ein günstigeres Objekt sind als Meerschweinchen.

Digitized by Google

X. Die Teilung der Kloake bei Cavia cobaya.

Von

Dr. Hans Dimpfl

aus München.

Mit Tafel II—III und 32 Figuren im Text.

Die Darstellung, welche RATHKE von der Teilung der Säugetierkloake gegeben hat, ist bisher als richtig betrachtet und in allen Lehrbüchern und Vorlesungen wiederholt worden. Das allgemeine Vertrauen schien um so mehr begründet, als RETTERER und KEIBEL durch Untersuchungen von Serienschnitten und Modellen die Trennungsfalten, die RATHKE vermutet hatte, wirklich gesehen zu haben glaubten und ihrer Verwachsung das Wort redeten. Nachdem aber SCHWARZTRAUBER im Erlanger zoologischen Institut — die guten Beobachtungen von TOURNEUX der Vergessenheit entreißend — das Analrohr bei Schafembryonen wieder gefunden und sein Schicksal bis zur Bildung des Afters verfolgt hatte, war es dringend erwünscht, die Vorgänge von neuem zu studieren, welche zur Bildung des Analrohres führen. Denn die enge Kanalverbindung zwischen dem Rectum und Sinus urogenitalis bedeutet einen auffälligen Gegensatz gegen die ursprüngliche Form des blinden Darmendes; wußte man doch durch KEIBELS Modelle, daß die Kloake kleiner Embryonen verhältnismäßig groß ist und daß der Enddarm ziemlich weit entfernt von der künftigen Afterstelle endet. Es war daher nachzuforschen, wie die einfache Kloakenanlage allmählich in den Zustand des Analrohres übergeführt wird.

Auf den Rat des Herrn Professor FLEISCHMANN habe ich diese Aufgabe zu lösen versucht. Ihm hatte sich beim Studium der Kloakengegend die Überzeugung aufgedrängt, daß die bisherige Ansicht über die Teilung der Kloake unrichtig sei. Er forderte mich auf, den Gedanken durch eingehende Beobachtungen zu prüfen, um

Digitized by Google

einen endgültigen Entscheid herbeizuführen. Ich fühle mich gedrungen, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer aufrichtigen Dank auszusprechen; seiner anregenden Leitung und seinen Ratschlägen verdanke ich es hauptsächlich, wenn die vielen Schwierigkeiten, welche sich der Erforschung dieser Vorgänge entgegenstellten, den Fortgang der Arbeit nicht aufzuhalten vermochten.

Auch des Herrn Privatdozenten Dr. E. ZANDER möchte ich an dieser Stelle mit besonderem Danke gedenken; denn seine Mithilfe auf technischem Gebiete hat es mir ermöglicht, klare Reproduktionen der Modelle meiner Arbeit beizufügen.

Untersuchungsmaterial.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf das hier tabellarisch zusammengestellte Beobachtungsmaterial von Meerschweinchenembryonen, welche der Präparator HIRTZ mit unermüdlicher Ausdauer im Zoologischen Institut gezüchtet hat. Das Alter ist vom Zeitpunkte der Beendigung des Begattungsaktes an berechnet.

1	Embryo	von	17	Tagen	—	Stunden
4	Embryonen	-	17	-	13	-
2	-	-	18	-	—	-
4	-	-	18	-	16	-
4	-	-	19	-	—	-
2	-	-	19	-	2	-
4	-	-	19	-	19	-
3	-	-	20	-	9	-
6	-	-	21	-	—	-
3	-	-	21	-	12	-
2	-	-	21	-	18	-
2	-	-	22	-	—	-
2	-	-	22	-	12	-
5	-	-	24	-	—	-
2	-	-	26	-	—	-

Beim Studium der Embryonen fielen mir größere individuelle Unterschiede auf, indem ein jüngerer Embryo sich oft besser entwickelt zeigte als ein älterer. Man kann also aus dem Alter eines Embryos nicht direkt auf die Ausbildung seiner Teile schließen. So sind z. B. zwei Embryonen von 20 Tagen 9 Stunden ungleich entwickelt. Auch die Embryonen eines Wurfes können sich oft sehr stark unterscheiden.

Digitized by Google

Die Entwicklungsgeschichte der Kloake ist so komplizierter Natur, daß einfaches Studium der Schnitte zum Verständnis nicht genügt; daher habe ich, um eine klare, körperliche Vorstellung der im raschen Wechsel veränderten Formen zu gewinnen, zahlreiche Rekonstruktionsmodelle angefertigt, und zwar von folgenden Stadien:

I. Nach Querschnitten

durch	2	Embryonen	von	17	Tagen	13	Stunden
-	1	Embryo	-	18	-	—	-
-	2	Embryonen	-	18	-	16	-
-	1	Embryo	-	19	-	—	-
-	2	Embryonen	-	19	-	9	-
-	1	Embryo	-	19	-	19	-
-	2	Embryonen	-	20	-	9	-
-	1	Embryo	-	21	-	—	-
-	2	Embryonen	-	21	-	12	-
-	1	Embryo	-	22	-	12	-
-	1	Embryo	-	24	-	—	-

II. Nach Längsschnitten

durch	1	Embryo	von	17	Tagen	13	Stunden
-	1	-	-	18	-	—	-
-	1	-	-	19	-	—	-
-	2	Embryonen	-	19	-	19	-
-	1	Embryo	-	20	-	9	-
-	1	-	-	21	-	—	-
-	1	-	-	21	-	12	-
-	1	-	-	22	-	12	-
-	2	Embryonen	-	24	-	—	-

I. Beschreibung der Modelle.

Ich halte es für notwendig, die Beschreibung der Modelle voranzustellen, weil ich nur so dem Leser einen Überblick über die bisher unbekannten Phasen der Kloakenentwicklung geben kann. Der Schilderung lege ich die Modellfiguren 1—10 auf Taf. II zugrunde, welche nach Querschnitten in 106facher Vergrößerung aufgebaut wurden.

Digitized by Google

A.

Erste Anlage einer erweiterten Endkammer des Darmes am 18. Tage nach der Begattung.

(Taf. II Fig. 1.)

Um die Mitte des 18. Tages zeigt der im Rumpf hinter dem Nabel gelegene Abschnitt des verhältnismäßig weiten Darmentodermrohres ein sehr einfaches Aussehen. Ein nicht abgebildetes Modell (eines Embryos von 17 Tagen 13 Stunden) läßt erkennen, daß er sich zu einem länglichen Blindsack mit größerem dorso-ventralen, aber geringem transversalen Durchmesser aufbläht (Textfig. 1 *a* und *b*). Bei einem zweiten, etwas mehr entwickelten Embryo desselben Alters (Taf. II Fig. 1) ist der dorso-ventrale Durchmesser im Vergleich zu dem transversalen ganz auffällig größer. In der Profilansicht hat der seitlich komprimierte Kloakensack (*U*) des Darmes, welchen ich als Urodäum bezeichne, ungefähr rhombischen Umriß. Die dorsale Wand zieht in einem flach gekrümmten Konvexbogen, an der umbilicalen Wand fällt eine gerade entgegengesetzt, d. h. ventral konvex vorspringende, schwächere Wölbung auf. Sie kennzeichnet eine Zone, die später stärker wachsen wird, um das Urodäum nabelwärts zu vergrößern. Das eigentliche Darmrohr (*d*) geht unter allmählicher Erweiterung unmerklich in das Urodäum über, daher läßt sich das letztere vorerst nicht scharf abgrenzen. Wenn man eine Scheidung vornehmen wollte, so würde man bloß subjektive Meinungen ohne bindenden Wert aussprechen; immerhin ist das schmale Lumen oder der geringe transversale Abstand der Seitenwände für den urodäalen Abschnitt charakteristisch, während der Darm zylindrische Gestalt hat (Fig. 1 *a* und *b*) und außerdem fast senkrecht gegen das Urodäum abgeknickt

Fig. 1 *a*.

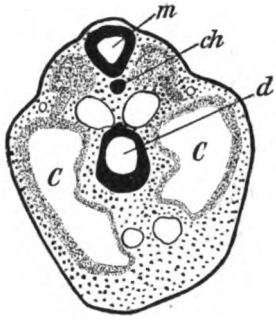


Fig. 1 *b*.

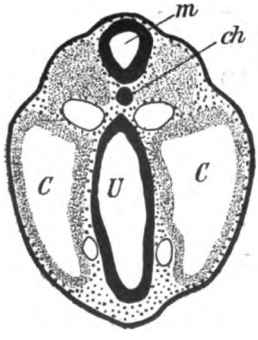


Fig. 1 *a* und 1 *b*. Querschnitte durch die hintere Rumpfgegend von *Cavia cobaya*, Embryo 17 d 13 h. Vergr. 50/1. Der Abstand der beiden Schnitte beträgt 120 μ. *ch* Chorda, *C* Cölom, *d* Darm, *m* Medulla, *U* Urodäum.

Digitized by Google

ist. Die dorsale Wand des Darmes trägt einen kantigen Grat, der über den Rücken der urodäalen Erweiterung wegzieht, dabei aber etwas an Schärfe verliert und allmählich verstreicht. So unbedeutend dieser Formcharakter ist, er hat doch einen gewissen morphologischen Wert, weil er sich längere Zeit erhält, und weil er ein gemeinsames Merkmal der dorsalen Darm- und Urodäumwand darstellt, welches die Zusammengehörigkeit beider Abschnitte belegt. Das caudale Ende des Urodäums schickt eine kurze Ausbuchtung (Taf. II Fig. 1 *s*), den Schwanzdarm, in die Schwanzregion.

Die Deutung des erweiterten Darmendes als »Urodäum« erscheint wohl gerechtfertigt, weil es hinter dem zylindrischen Darmrohr an der caudalen Grenze des Rumpfes liegt, genau so wie das Urodäum der Sauropsiden. Es ist allseitig vom Mesoderm eingeschlossen und einem vorerst noch kleinen Bezirk des Ectoderms vor der Schwanzwurzel angeschmiegt.

B.

Wachstum des Urodäums am 19. und 20. Tage nach der Begattung.

(Taf. II Fig. 2, 2*a*, 3, 3*a*, 3*b*, 4, 5.)

Da die ganze Rumpfregion während des 19. Tages bedeutend wächst und das Urodäum zu mächtiger Entfaltung treibt, treten alle am vorigen Tage leise angedeuteten Formcharaktere klarer heraus. Schon an dem Modelle von 18 Tagen (Taf. II Fig. 2) fällt die schwache Vorwölbung (*us*) der umbilicalen Wand unterhalb des Darmes auf, welche sich bis zur Mitte des 20. Tages (Taf. II Fig. 4) bedeutend entwickelt und die Unterscheidung des Urodäums als besonderer Darmkammer mehr berechtigt erscheinen läßt, zumal die WOLFFschen Gänge (*w*) der Seitenwand dicht über der Kloakenmembran genähert sind. Auch der caudale Schwanzdarm ist mit dem Wachstum des Schwanzes etwas länger geworden. Endlich hat sich das Urodäum unverkennbar lateralwärts gebläht (Taf. II Fig. 2 *a*), so daß es nicht mehr einem seitlich komprimierten Sack, sondern einer birnförmigen, nach hinten verjüngten Blase gleicht, deren Stielende (*s*) schwanzwärts umgebogen ist (Taf. II Fig. 2).

Querschnitte (Fig. 2 *c*—*g*) zeigen die beim Embryo $17^{d}\,13^{h}$ fast parallelwandige Ovalform (Fig. 1 *b*) der Urodäumhöhle beim Embryo von 18 Tagen in eine sphärisch gekrümmte Figur verwandelt, da die lateralen Wandbezirke mehr auseinander wichen und damit die Lich-

Digitized by Google

tung stark erweiterten. Die Aufblähung beginnt in der Gegend der Schwanzwurzel, etwas oral vor den Wolffschen Gängen und nimmt allmählich bis zur Darmmündung zu. Dort setzt die kuppelförmige

Fig. 2 *a*.

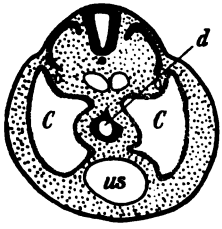


Fig. 2 *d*.

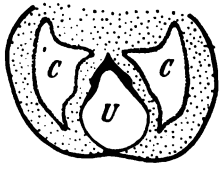


Fig. 2 *g*.

Fig. 2 *b*.

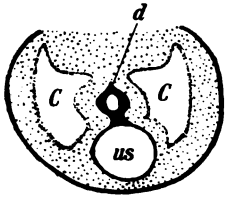


Fig. 2 *e*.

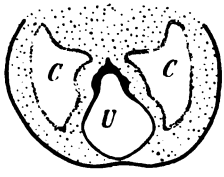


Fig. 2 *h*.

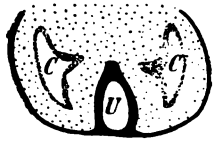


Fig. 2 *c*.

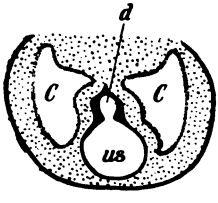


Fig. 2 *f*.

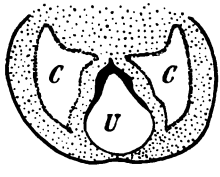


Fig. 2 *i*.

Fig. 2 *k*.

Fig. 2 *l*.

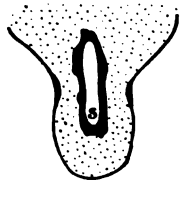
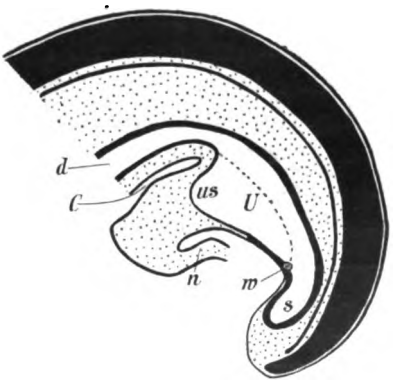


Fig. 2 *a—l*. Querschnitte durch das Urodäum von *Cavia cobaya*, Embryo 18 d. Vergr. 33/1. Die Fig. 2 *a—e* sind fünf aufeinander folgende Schnitte von 20 μ Dicke. Der Abstand der Schnitte *e—f* beträgt 40 μ, *f—g* 60 μ, *g—h* 80 μ, *h—i* 40 μ, *i—k* 40 μ, *k—l* 20 μ. *C* Cölom, *d* Darm, *s* Schwanzdarm, *U* Urodäum, *us* Sinus urodaei, *w* Wolffscher Gang.

Digitized by Google

Vorwölbung, welche ich als blasigen Teil oder Sinus urodaei (*us*) bezeichnen will, mit fast kreisrundem Querschnitt (Fig. 2*b*) ein, geht rasch in ein Queroval (Fig. 2*a*) über und nimmt gegen den Kuppelschluß an Umfang ab. Über die dorsale Zone hat die Aufblähung weniger Macht gewonnen; die Seitenwände treffen dorsal in einem spitzen Bogen zusammen, dessen dickere Epithellage für die plastische Ruhe dieser Gegend spricht, während das flache Epithel der ventralen Zone die energische Streckung derselben erzählt. Die Erweiterung des Urodäums ist also nicht allseitig, sie betrifft vielmehr nur einen oralen Abschnitt unter der Einmündungsstelle des Darmes und vor den Wolffschen Gängen, während der caudale in den Schwanzdarm auslaufende Teil schmal und dickwandig geblieben ist. Gerade durch die Bildung des blasigen Uralsinus fällt die Schmalheit des caudalen Teils und seiner gegen das Darmrohr ziehenden, subchordalen Zone mit dickem Epithel besonders auf (Taf. II Fig. 2*a*). Die mediane Strecke, längs welcher das Entoderm des Urodäums direkt das Ectoderm der Bauchwand berührt, ist etwas größer geworden, somit ist eine längere Kloakenmembran von ungefähr dreieckiger Gestalt entstanden, die caudal mit breiter Basis (Fig. 2*i*) beginnt und sich oral allmählich verjüngt. Das Urodäum liegt dem Ectoderm um so breiter an, je schmäler sein Lumen ist, und um so schmäler, je mehr es lateral ausgebaucht erscheint (Fig. 2 *g*—*i*). Die Schwanzgegend beginnt sich besser auszuprägen, d. h. sie setzt sich ventral etwas schärfer vom Rumpfe ab.

Fig. 3.



Idealer Längsschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryo 18 d. Vergr. 33/1. *C* Cölom, *d* Darm, *n* Nabelstiel, *s* Schwanzdarm, *us* Sinus urodaei, *U* Urodäum, *w* Wolffscher Gang.

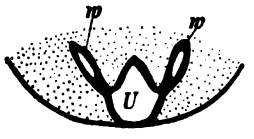
Medianschnitte (Fig. 3) durch das Darmende lassen die charakteristische Aufblähung natürlich nicht erkennen. Der weite Darm (*d*) geht in scharfer Beugung und unter plötzlicher Erweiterung in seine birnförmige Endkammer (*U*) über, welche der Bauchwand zwischen Nabel (*n*) und Schwanzwurzel innig angeschmiegt ist. Nach hinten ragt der schmale, hohle Schwanzdarm (*s*) hinaus. Vor ihm steigen die Wolffschen Gänge (*w*) fast

Digitized by Google

an das Ectoderm herunter. Gegen den Nabel krümmt sich die orale Wand zur Anlage des Uralsinus (*us*) vor. Die punktierte Linie deutet die Grenze der dicken und flachen Epithelschicht an.

Die weiteren Modelle von Embryonen des 19. und 20. Tages (Taf. II Fig. 3 und 4) bezeugen das rapide Wachstum des Uralsinus. Beim Embryo $19^d 9^h$ (Taf. II Fig. 4) ist der Sinus zu einem langen zylindrischen Schlauche mit vorderem, kuppelförmigen Abschluß ausgedehnt, während er bei dem Embryo von $18^d 16^h$ (Taf. II Fig. 3) gerade die Mitte zwischen dem Größenmaße von 18^d und $19^d 9^h$ hält. Der mächtig entwickelte Blasenteil des Urodäums bei Embryo $19^d 9^h$ besitzt natürlich einen noch größeren kreisförmigen Durchschnitt als bei Embryo 18^d (Fig. 2 *a*).

Fig. 4.



Idealer Querschnitt durch das Urodäum von *Cavia cobaya*, Embryo $18^d 16^h$. Vergr. 33/1. Mündung der Wolffschen Gänge (*w*).

Die Endstücke der Wolffschen Gänge streben am 18. Tage unmittelbar an der Schwanzwurzel, und zwar ganz nahe der Kloakenmembran der lateralen Wand des Urodäums zu, ohne sie indes wirklich zu erreichen (Fig. 2 *i*, *k*). 16 Stunden später senken sie sich etwas mehr dorsal über der Kloakenmembran in das Urodäum ein (Fig. 4)[1].

Die Stelle, welcher die Wolffschen Gänge entgegenwachsen, liegt bei Embryo 18^d (Taf. II Fig. 2) auffallend weit caudal, gerade an der Schwanzwurzel, wo sich der Rumpf ziemlich scharf in den Schwanz abbiegt. Dieser Umstand ist ein weiterer Grund dafür, die blind geschlossene Darmampulle (*U*) des Säugetierembryos als Urodäum anzusprechen; denn auch bei den Embryonen der Reptilien und Vögel liegen die Wolffschen Mündungen jederzeit hinter der Einmündung des Enddarmes in das Urodäum.

---

[1] Hier können große individuelle Unterschiede wahrgenommen werden; z. B. habe ich einen Embryo $18^d 16^h$ modelliert, dessen Wolffsche Gänge so liegen, wie bei dem Modell des 18 Tage alten Embryos, nur mit dem Unterschied, daß sie die Urodäumwand bereits erreicht haben. Am Modelle des Embryos 18^d (Taf. II Fig. 2) erscheinen die Wolffschen Gänge anliegend, weil eine künstliche Verbindung hergestellt werden mußte.

An der Außenfläche der Leibeswand zeigt sich eine auffällige, bereits von Keibel an menschlichen Embryonen beschriebene Erscheinung. Der Angeplatz des Urodäums an das Ectoderm gibt sich nämlich als ein sanft gewölbtes, keilförmiges Feld zu erkennen, welches bei caudal gelagerter Basis und oral gerichteter Spitze durch zwei seichte, nabelwärts konvergierende Furchen abgegrenzt wird.

Digitized by Google

Die allgemeine Erweiterung des Urodäums beginnt (Taf. II Fig. 2) an der oralen Wand und steht, wie die Modelle $18^d 16^h$, $19^d 19^h$ und $19^d 9^h$ bezeugen (Taf. II Fig. 3, 5, 4), in direktem Zusammenhang mit dem erheblichen Längenwachstum des oralen Buckels (*us*), welcher beim Embryo $19^d 9^h$ zu einem ansehnlichen Abschnitt geworden ist. Dadurch grenzt sich natürlich (Taf. II Fig. 4) der zylindrische Darm (*d*) schärfer vom Urodäum ab. Der Darmmund, d. h. die Stelle, wo der Darm in das Urodäum übergeht, bildet jetzt einen deutlichen Sattel (*t*) und zeigt bereits an, daß die beiden Stücke sich später voneinander emanzipieren sollen.

Der caudale Abschnitt des Urodäums hinter dem Uralsinus (Taf. II Fig. 2—5) wird von der Aufblähung weniger berührt. Er ist wohl etwas weiter geworden als am 18. Tage, jedoch ist er immer noch schmäler und dickwandiger als der orale blasige Teil (*us*), ja wir werden später erkennen, daß der hinter den WOLFFschen Gängen liegende Abschnitt einer fortwährenden Verengerung unterworfen ist.

Die caudale Zone erscheint an den Modellen und Schnitten gewissermaßen wie eine Fortsetzung des Darmrohres und legt den Gedanken nahe, daß die Teilung des Urodäums durch Abtrennung der beiden formal und histologisch unterschiedenen Zonen mittels Verwachsens seitlicher Falten erfolge. Wenn man das Modell des Embryos 18^d (Taf. II Fig. 2 *a*) von rückwärts betrachtet, so sieht man an der dorsalen Hälfte des blasigen Urodäums einen Kamm (*k*) vorspringen und damit einen Formcharakter des selbständigen Darmrohres gewissermaßen bis zum Schwanzanhang (*s*) fortführen. Von innen gesehen erscheint der Kamm hohl, wie eine schmale Rinne, die ohne Unterbrechung in die Höhle des Darmrohres leitet (Fig. 2 *g*—*a*). Bei Embryonen von 18 Tagen 16 Stunden ist die blasige Form des Urodäums noch mehr ausgesprochen (Taf. II Fig. 3 *a*), aber die dorsale Medianzone bleibt davon unberührt; sie gleicht einem schmalen Wulst, der die Fortsetzung des Darmrohres bildet. Von innen betrachtet (Taf. II Fig. 3 *b*) sehen wir den Wulst rinnenartig gehöhlt und dort, wo er mit der ventralen Zone kommuniziert, abgerundete, aber deutliche Kanten, welche die Wandungen dieser Rinne von der lateral geblähten, ventralen Zone abgrenzen; weiter rückwärts verstreichen dieselben in dem Grade, als das Lumen schmäler wird und mit der Lichtung der dorsalen Rinne zu einer gemeinsamen Höhle zusammenfließt.

Wenn man den Zustand des Urodäums am 18. Tage und im Stadium von 18 Tagen 16 Stunden mit Modell $17^d 13^h$ (Taf. II Fig. 2,

Digitized by Google

3, 1) vergleicht, so muß man nicht nur die stark in die Augen springende, kuppelförmige Vorwölbung (*us*), sondern auch einen gar nicht kleinen Teil der caudal davon gelegenen Partie des Urodäums als Neubildung auffassen, durch welche die ganze Kloakenkammer in die birnähnliche Form übergeführt worden ist.

Der terminale Teil des Urodäums hat an der Aufblähung geringeren Anteil genommen, er ragt in den inzwischen deutlicher modellierten Schweif wie ein hakenartig gekrümmter Fortsatz, sog. Schwanzdarm (*s*) ein. Er ist immer seitlich komprimiert und besitzt

Fig. 5. Fig. 6.

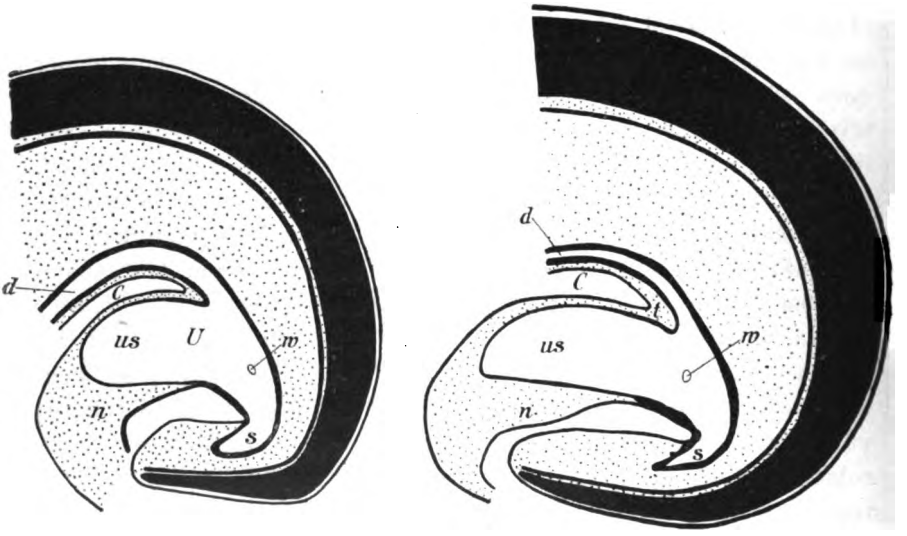


Fig. 5 und 6. Ideale Medianschnitte durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryonen 19^{d} 19^{h}. Vergr. 33/1. *C* Cölom, *d* Darm, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *t* Darmsattel, *us* Sinus urodaei, *U* Urodäum, *w* Mündung des Wolffschen Ganges.

einen dorsalen Kamm, der sich bis zum zylindrischen Darmrohr erstreckt.

Die Längsschnitte durch Embryonen von 19 Tagen 19 Stunden (Textfig. 5 und 6) geben ein anschauliches Bild der Formveränderung des Urodäums. Die Modellierungsvorgänge des 19. und 20. Tages führen also dahin, daß das Urodäum eine an Größe wachsende Binnenhöhle erhält, indem seine Wand in der oro-ventralen Hälfte ziemlich stark lateral ausgebuchtet und umbilical schlauchartig vorgetrieben wird, während es am 18. Tage den Eindruck einer seitlich komprimierten Tasche macht, die als einfache dorso-ventral entfaltete Erweiterung des Darmrohres auftritt.

Digitized by Google

Ich bespreche zum Schlusse das Modell eines Embryos von 19 Tagen 19 Stunden (Taf. II Fig. 5), obwohl das Urodäum kleiner und der blasige Teil (*us*) noch nicht so weit nabelwärts gedrungen ist als bei dem jüngeren Embryo $19^d 9^h$ (Taf. II Fig. 4), weil man an

Fig. 7 *a*.

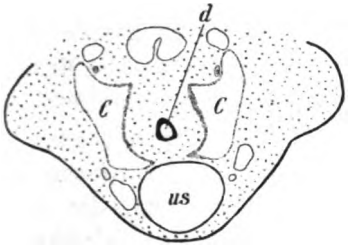


Fig. 7 *b*.

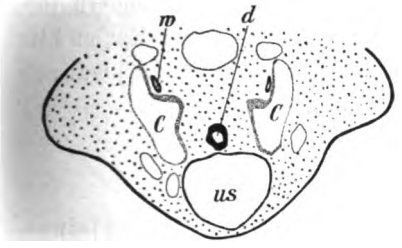


Fig. 7 *c*.

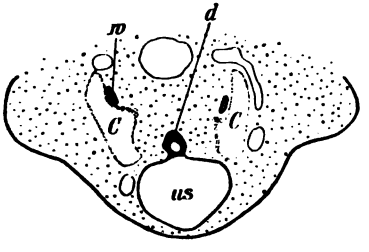


Fig. 7 *d*.

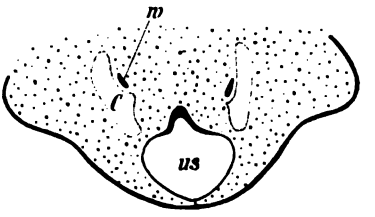


Fig. 7 *e*.

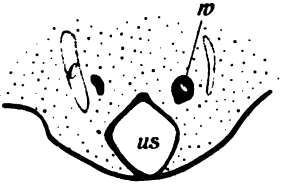


Fig. 7 *f*.

Fig. 7 *g*.

Fig. 7 *a—g*. Querschnitte durch das Urodäum von *Cavia cobaya*, Embryo $19^d 19^h$. Vergr. 33/1. Der Abstand der Schnitte *a—b* beträgt 80 μ, *b*, *c*, *d* sind drei aufeinander folgende Schnitte von 20 μ Dicke, der Abstand *d—e* beträgt 80 μ, *e—f* 40 μ, *f—g* 80 μ. *C* Cölom, *c* Caudalkammer, *d* Darm, *us* Sinus urodaei, *w* Wolffscher Gang.

etlichen Merkmalen erkennt, daß die Gestaltung andrer Stellen bereits weiter gediehen ist. Die Abbildung desselben zeigt anscheinend wenig Unterschiede gegenüber dem Stadium $18^d 16^h$ (Taf. II Fig. 3). Der Uralsinus ist nur etwas länger, aber die laterale Aufblähung ist stärker

Digitized by Google

und weitet besonders die mehr dorsal gelegene Partie transversal aus (Fig. 7 *b*—*f*), ein Vorgang, der bei dem gut entwickelten Embryo $18^d 16^h$ Taf. II Fig. 3) bereits eingeleitet ist. Der orale Teil des Sinus zeigt statt einer kreisrunden eine querovale Querschnittsform (Fig. 7 *a*). Als neuer Formcharakter fällt die Lage der WOLFFschen Gänge auf. Sie enden jetzt nicht mehr nahe dem Ectoderm an der Schwanzwurzel, sondern sind dorsal emporgehoben und stehen gerade an der caudalen Grenze des transversal erweiterten Uralsinus. Die Mündung der WOLFFschen Gänge ist für die nächsten Tage eine wichtige morphologische Marke. Sie scheidet zwei verschieden weite Regionen des Urodäums. Die vordere Region, der Uralsinus, ist weit und zeigt Neigung zur transversalen Entfaltung, die hintere Region hat ein schmales Lumen und verliert an Weite, je mehr man dem in den Schwanz hineinragenden caudalen Anhang folgt, welcher nur noch einen dünnen Hohlraum besitzt. Ein Vergleich der Modelle Taf. II, Fig. 2, 3 und 5 läßt nicht nur die allgemeine, sondern insbesondere die dorso-ventrale Verkleinerung der hinteren Region klar erkennen. Das selbständige Darmrohr wird ebenfalls, und zwar auffällig enger (Fig. 1 *a* und 3, 5, 6, 8).

C.

Transversale Erweiterung und Abflachung des Uralsinus, Schwund des Schwanzdarmes, Bildung der Caudalkammer am 21. Tage nach der Begattung.

(Taf. II Fig. 6, 7, 8, 8 *a*, 9, 9 *a*.)

Während des 21. Tages wächst der blasige Teil des Urodäums bis an den Nabel, indem er in ansehnlicher Entfernung von den WOLFFschen Mündungen ventral abgebogen wird (Taf. II Fig. 6). Die Beugung ist bei einem andern Embryo (Taf. II Fig. 7) zu fast rechtwinkliger Knickung gesteigert. Dazu gesellen sich wesentliche Formveränderungen. Wie Taf. II Fig. 6 zeigt, hat der verlängerte Uralsinus die walzenförmige Gestalt, welche ihn am vorigen Tag auszeichnete, auf eine gewisse Strecke verloren, weil an seiner caudalen Grenze, vor den Mündungen der WOLFFschen Gänge und unterhalb des Darmsattels (*t*) eine transversale Erweiterung sowie eine dorsale Abplattung erfolgt. Dieser Teil (von nun an kurz Urogenitalsinus (*ug*) genannt) gewinnt einen etwa dreieckigen Querschnitt (Fig. 8 *b*—*f*) und die Form einer dreiseitigen Pyramide mit abgerundeten Kanten, deren eine Kante in der Kloakenmembran liegt

Digitized by Google

bzw. parallel zur Bauchwand zieht, während die gegenüberliegende, durch dorsale Abplattung entstandene Fläche unterhalb des Darmes liegt und die seitlichen Wände, von der Kloakenmembran schräg rechts und links divergierend, zur flachen dorsalen Decke emporsteigen. Die laterale Ausladung tritt zuerst (Taf. II Fig. 6, 7) in der

Fig. 8 *a*.

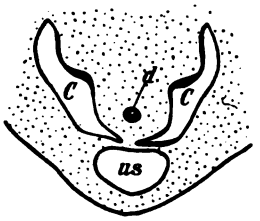


Fig. 8 *b*.

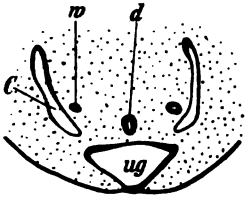


Fig. 8 *c*.

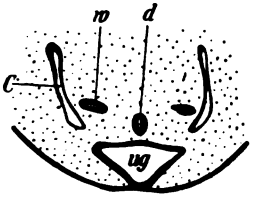


Fig. 8 *d*.

Fig. 8 *e*.

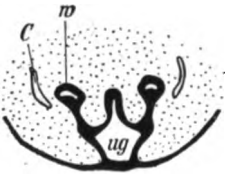


Fig. 8 *f*.

Fig. 8 *g*.

Fig. 8 *a—g*. Querschnitte durch das Urodäum von *Cavia cobaya*, Embryo 20 d 9 h. Vergr. 38/1. Die Figuren *b*, *c*, *d*, *e*, *f* sind fünf aufeinander folgende Schnitte von 20 μ Dicke; der Abstand *a—b* beträgt 120 μ, *f—g* 80 μ. *C* Cölom, *c* Caudalkammer, *d* Darm, *us* Sinus urodaei, *w* Wolffscher Gang

Gegend vor den Wolffschen Gängen auf und behält hier immer den stärksten Grad. Dadurch werden deren Mündungen weit lateral vom Darm gerückt und öffnen sich an der caudalen Wand von zwei seitlichen Buchten (*ut*) des Uralsinus, welche an die Urogenitaltaschen des Urodäums bei den Eidechsen gemahnen (Taf. II Fig. 7 *b*). Oralwärts um die Beugungsstelle (Taf. II Fig. 7) ist die dreiseitige Pyra-

Digitized by Google

midenform verwischt, der Uralsinus zeigt hier eine walzige Gestalt (Fig. 8 *a*), dann biegt er jäh ab und dringt als rundlicher Gang in den Nabelstrang vor.

Der hinter den Mündungen der WOLFFschen Gänge liegende Teil (*c*) des Urodäums (Taf. II, Fig. 6, 7) weist auch in diesem Stadium ein schmales Lumen auf. Seine Seitenwände (Fig. 8 *g*) stehen einander immer noch so nahe wie in früheren Tagen (Fig. 2 *s*), ja er scheint mir sogar etwas kleiner geworden zu sein. Es empfiehlt sich, diesen auffällig verengten Abschnitt (*c*) mit einem besonderen Namen zu belegen. Jetzt spricht wenigstens seine Lage für meine Absicht. An den Modellen (Taf. II Fig. 6, 7) sieht er wie ein kurzer, seitlich komprimierter Abschnitt des Urodäums aus, der einerseits mit dem Schwanzdarm, anderseits mit dem Enddarm zusammenhängt, weshalb er von der Seite gesehen ungefähr ankerförmige Gestalt besitzt. Wenn man die Innenfläche des Modells (Taf. II, Fig. 7 *a*) betrachtet, fällt der Gegensatz beider Regionen sehr scharf auf, denn aus dem weitlumigen Hohlraum des Sinus urogenitalis führt eine schmale Pforte in den hinteren engen Teil des Urodäums. Ich betone nachdrücklich den plastischen Gegensatz, welchen das caudale Ende der urodäalen Darmerweiterung gegenüber dem Urogenitalsinus bildet und leite daraus die Berechtigung ab, es Caudalkammer des Urodäums zu nennen. Mit dem Zeitpunkte, da sie deutlich abmodelliert wird, grenzt sich auch der Enddarm schärfer ab. Während bei Embryo $19^d 19^h$ (Taf. II Fig. 5) der zylindrische Darm oral vor den WOLFFschen Gängen in das Urodäum überging, ist der Darm jetzt freier abgehoben und steigt mit stärkerer Krümmung in die schmale Caudalkammer herab. Auch hat er sich außerordentlich verengt und zieht als zierlicher Schlauch oberhalb des Uralsinus, aber mit größerem Abstande als es während der vorhergehenden Tage der Fall war. Der Schwanzdarm (*s*) endlich bildet einen dünnen, unbedeutenden Anhang der Caudalkammer. Seine Kleinheit kündigt den baldigen Schwund an.

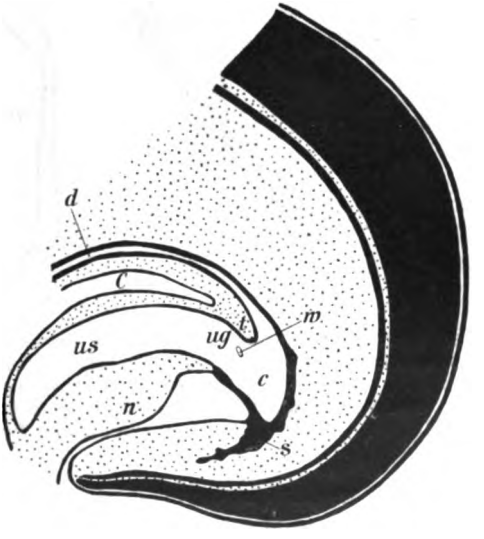
Ich habe die Modelle von zwei Embryonen aus dem Uterus eines Meerschweinchens, das 20 Tage 9 Stunden nach der Begattung getötet wurde, abgebildet, weil beide verschieden entwickelt sind und die allmähliche Ausgestaltung der Caudalkammer deutlich bezeugen. Bei dem einen Embryo (Taf. II Fig. 6) ist die Caudalkammer zwar schon klar abgesetzt, aber weil die Urogenitaltaschen schwach entfaltet sind, wird man noch sehr an das Modell $19^d 19^h$ (Taf. II Fig. 5) erinnert. Auch ähnelt der Dorsalkontur der Caudal-

Digitized by Google

kammer einem sanft gekrümmten Bogen wie in früheren Stadien. Bei dem andern Embryo (Taf. II Fig. 7) dagegen tritt die Caudalkammer als eigenartiges Gebilde ganz besonders auffällig in Erscheinung, da sie als bilateral komprimierte, dorso-ventral stark verkürzte Kammer einen scharfen Gegensatz zu dem aufgeblähten Urogenitalsinus bildet, den zwei wohlentwickelte, seitlich abstehende Urogenitaltaschen in seinem dorsalen Drittel lateral ausgezogen erscheinen lassen (Taf. II Fig. 7 *b*). Der Darm steigt in stärkerer Biegung zur Caudalkammer herab, während diese selbst caudo-ventral in den rudimentären Schwanzdarm übergeht, so daß sie seitlich betrachtet wie ein ankerförmiger Anhang des Sinus urogenitalis erscheint.

Die Abgrenzung der Caudalkammer gegen den Urogenitalsinus (*ug*) bereitet einige Schwierigkeit. Doch möchte ich die Grenze mit Rücksicht auf die folgenden Veränderungen und die enge an Taf. II Fig. 7 *a* sichtbare Pforte schräg von oben und hinten nach unten und vorn legen. Ich lasse sie an dem Sattel (*t*) zwischen Urogenitalsinus und Darmmund beginnen und schräg ventral hinter dem Wolffschen Gange (*w*) bis zum Oralende (*o*) der Kloakenmembran verlaufen.

Fig. 9.



Idealer Medianschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryo 20d 9h. Vergr. 33/1. *C* Cölom, *d* Darm, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *us* Sinus urodaei, *t* Darmsattel, *w* Mündung des Wolffschen Ganges.

An dem Medianschnitte eines Embryos 20d 9h (Fig. 9) kann man die eben beschriebene Veränderung weniger gut ablesen, weil die Konfiguration der Seitenwand nicht zum Ausdruck kommt; immerhin sieht man, daß die Reduktion des Schwanzdarmes (*s*) eingetreten ist und daß die Wolffschen Gänge (*w*) vor dem Darmsattel (*t*) münden. Durch den Vergleich mit dem Längsschnitt des Embryos 19d 19h (Fig. 6) wird die Abplattung des Uralsinus sowie seine umbilicale Verlängerung und Knickung offenbar. Ich mache außerdem auf den geringen Abstand der hinteren

Digitized by Google

Nabelwand und der ventralen Schwanzfläche, sowie die schräge Neigung der Kloakenmembran aufmerksam.

Das Modell des Embryos von 21 Tagen (Taf. II Fig. 8) zeigt erneutes Wachstum des Uralsinus (*us*) in der Umbilicalgegend und zugleich Fortschreiten der dorso-ventralen Abplattung am Urogenitalsinus (*ug*). Die vor 15 Stunden augenfällig gewordene Knickung des Uralsinus sitzt jetzt in geringerer Entfernung von den WOLFFschen

Fig. 10.

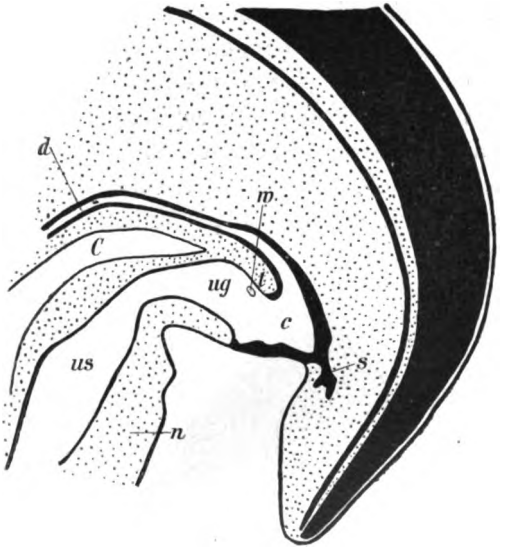


Fig. 11.

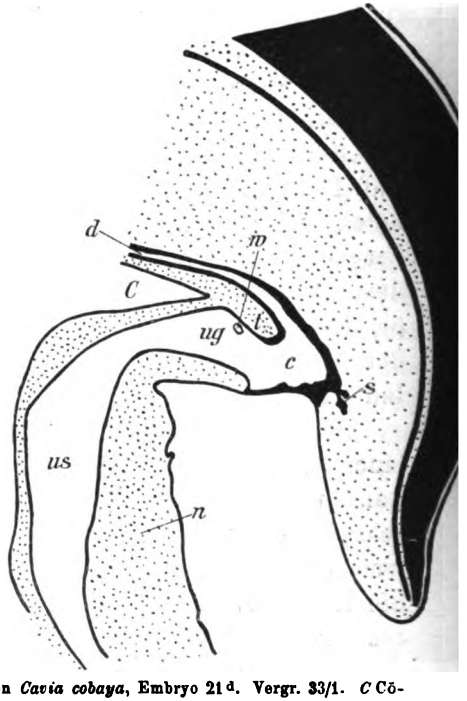


Fig. 10. Idealer Medianschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryo 21 d. Vergr. 33/1. *C* Cölom, *c* Caudalkammer, *d* Darm, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *us* Sinus urodaei, *t* Darmsattel, *w* Mündung des WOLFFschen Ganges.

Fig. 11. Idealer Medianschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryo 21 d. Vergr. 33/1. Bezeichnungen wie bei Fig. 10.

Gängen. Man darf also vermuten, daß der ziemlich gerade, walzenförmige Abschnitt des Uralsinus (Taf. II Fig. 7) in den fast senkrecht ventral gerichteten Teil des Modells einbezogen wurde. So würde die transversal erweiterte Zone, die ich oben einer dreiseitigen Pyramide verglichen habe, schärfer abgegliedert. Der Formkontrast der beiden Zonen aber blieb bestehen. Die umbilicale Zone (*us*) ist enorm aufgebläht, von allgemein walzenförmiger Gestalt, während

Digitized by Google

der pyramidenähnliche Urogenitalsinus (*ug*) die transversale Entfaltung und die dorso-ventrale Abplattung zeigt (Fig. 12 *a*—*c*). Immerhin ist sein Lumen noch ansehnlich weit, im Vergleich zum Embryo

Fig. 12 *a*.

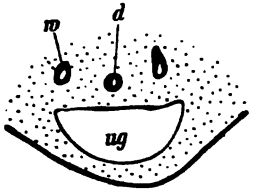


Fig. 12 *b*.

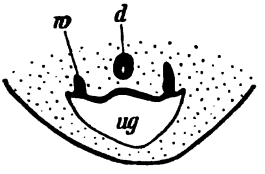


Fig. 12 *c*.

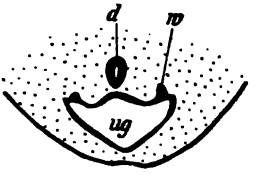


Fig. 12 *d*.

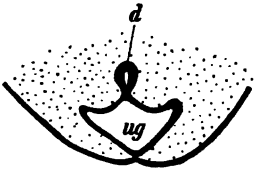


Fig. 12 *e*.

Fig. 12 *f*.

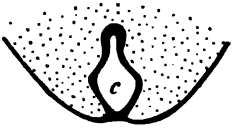


Fig. 12 *g*.

Fig. 12 *h*.

Fig. 12 *i*.

Fig. 12 *a*—*i*. Querschnitte durch das Urodäum von *Cavia cobaya*, Embryo 21^{d}. Vergr. 33/1. Die Figuren *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* sind sechs aufeinander folgende Schnitte von 20 μ Dicke, der Abstand *a*—*b* beträgt 80 μ, *g*—*h* 60 μ, *h*—*i* 140 μ. *c* Caudalkammer, *d* Darm, *w* Wolffscher Gang.

von 20^{d} 9^{h} ist sogar der dorso-ventrale Durchmesser etwas höher geworden, aber gegen frühere Stadien ist er doch bedeutend niedriger. Die Bauchwand von der Schwanzwurzel bis zum Nabel ist stark in die Länge gewachsen. Ich bilde zwei Längsschnitte durch ungefähr gleich alte Embryonen desselben Uterus ab (Fig. 10 und 11), welche

Digitized by Google

das Wachstum der Körperwand zwischen Nabel und Schwanzwurzel bezeugen. Die Strecke ist im Vergleich zum Embryo $20^d\,9^h$ (Fig. 9) ungefähr auf das Doppelte gestiegen und der Schwanz ist vom Nabel durch einen breiten Zwischenraum getrennt. Den Beginn dieser Streckung der Bauchwand kann man übrigens schon an rascher entwickelten Embryonen $20^d\,9^h$ bemerken, wie das Modell (Taf. II Fig. 7) bezeugt. Die Neigung der Kloakenmembran ist ebenfalls verändert. In Fig. 9 bildet sie einen spitzen, in Fig. 10 und 11 fast einen rechten Winkel mit der ventralen Schwanzfläche. Man erkennt ferner die Rückbildung des Schwanzdarmes (*s*). Ich weise besonders darauf hin, daß der ventrale Rand seines kleinen Restes vom Ectoderm weiter entfernt ist. Wenn man Fig. 9 mit Fig. 10 und 11 vergleicht, gewinnt man unbedingt den Eindruck, daß das hintere Ende der Caudalkammer (*c*) verkürzt wurde.

D.

Die Umwandlung der Caudalkammer in Uralplatte und Analrohr und die Bildung der Afterlippe am 22.—24. Tage nach der Begattung.

(Taf. II Fig. 9, 10.)

Während bisher der blasige Abschnitt (*us*, *ug*) des Urodäums durch seine mächtige Volumentfaltung unsre Aufmerksamkeit auf sich gelenkt hat, tritt jetzt die Caudalkammer in den Vordergrund, um in den nächsten Tagen die ausschlaggebende Rolle zu spielen. An dem Modelle des Embryos von $21^d\,12^h$ (Taf. II Fig. 9) erscheint sie durch stärkere Abschnürung besser vom Uralsinus abgesetzt und imponiert jetzt noch mehr als am vorigen Tage als eine selbständige, den Enddarm und Schwanzdarm aufnehmende Abteilung (*c*), deren Lichtung die Kommunikation zwischen Uralsinus und Enddarm vermittelt. Die Einschnürungsstelle zwischen ihr und dem Urogenitalsinus beweist zugleich, daß ich oben Recht hatte, die Grenze der Caudalkammer vom Darmsattel (*t*) zum oralen Rande der Kloakenmembran zu ziehen. Als ganz neue Bildung tritt an der Hautoberfläche zwischen Schwanz und Nabel die Afterlippe (*l*) auf, indem eine mediane Partie der Körperwand ventral vorgewölbt wurde.

Der Uralsinus ist wieder verkleinert, die dorso-ventrale Abplattung hat sowohl über seine urogenitale Zone als die noch schärfer abgeknickte umbilicale Gegend mehr Kraft gewonnen. Im Vergleich zum Modelle 21^d (Taf. II Fig. 8) ist die Verengerung des Lumens

Digitized by Google

im umbilicalen Schenkel und die allseitige Verkleinerung desselben unglaublich stark geworden. Statt des weiten Schlauches ist jetzt bloß ein äußerst dünner, an den Nabel ziehender Gang (Taf. II Fig. 9 *u*) zu sehen. Der urogenitale Teil wurde gleichfalls stärker komprimiert, ohne mehr transversal zu wachsen. Er ist der größere Abschnitt des Uralsinus, aber seine Größe fällt an der Profilansicht weniger auf. Erst wenn man ihn von der Dorsalseite her betrachtet (Taf. II Fig. 9 *a*), erkennt man seine sonderbare Form, die einer flachen, breitgequetschten Blase von rundlichem Umrisse zu vergleichen ist. Die WOLFFschen Gänge stehen lateral auf seiner flachen Dorsalwand.

Im allgemeinen kann man sagen, daß das Lumen des Uralsinus allenthalben an Umfang abgenommen hat. Dieser Teil der urodäalen Anlage fällt also jetzt unter das Gesetz einer kontinuierlichen Verengerung des Lumens, welches den Enddarm seit mehreren Tagen bereits beherrscht. Wenn man den Umfang des Darmes an den Modellen 17^d—21^d (Taf. II Fig. 1 bis 9) vergleicht, erkennt man den Rückgang seiner am 18. Tage besonders auffälligen Weite; denn bei $21^d\,12^h$ ist er bloß noch ein dünnes Entodermepithelrohr. Etwas später als beim Darm macht sich am Uralsinus die Verengerung geltend. Durch dieselbe werden die beiden am 21. Tage verschieden weiten Zonen noch klarer abgehoben und man kann (Taf. II, Fig. 9) drei fast rechtwinklig ⊏ geknickte Abschnitte unterscheiden: den transversal breiten Urogenitalsinus (*ug*) mit den WOLFFschen Mündungen, einen daran anschließenden flachen Teil (*u*) mit einer dreieckigen dorsalen Wand, der rechtwinklig abgebogen ist und in den dritten engen Abschnitt (u^1), den eigentlichen Urachus überleitet, der fast parallel zum Urogenitalsinus im Nabelstiel zieht. Die dorsale Wand der hinteren (*ug*) und mittleren (*u*) Zone ist eingebuchtet und trägt deshalb eine seichte Mulde, deren Existenz auf dem Querschnitt als halbmondförmige Einsenkung hervortritt. Erst der distale Abschnitt des Urachus nimmt wieder an Weite zu und verliert auch die halbmondförmige Form des Durchschnitts.

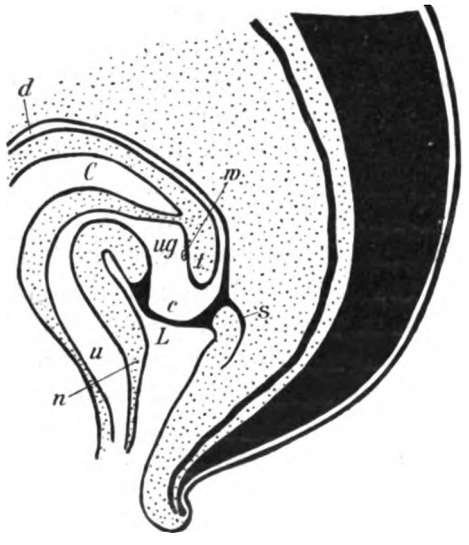
Die Caudalkammer (Taf. II Fig. 9 und 9 *a*) ist von dem Urogenitalsinus durch eine Einschnürung (Hals) abgesetzt, welche die beiden Formgebiete transversaler Entfaltung und lateraler Kompression scharf scheidet. In gewohnter Weise steigt der Enddarm sanft gekrümmt an die Caudalkammer (*c*) herab. Ihrer hinteren Wand hängt der unscheinbare Rest des Schwanzdarmes (*s*), ein solider, wenig in die Schwanzmasse einragender Epithelstrang an. Als ganz neue

Digitized by Google

Eigenschaft fällt eine ventral in die schwach vorgewölbte Afterlippe (*l*) gerichtete Verlängerung auf, die erste Spur der später langgestreckten Uralplatte, welche bis zum Gipfel der Afterlippe heraufragt und dem caudalen Abfall median angeschmiegt ist. Die Caudalkammer beginnt also in ventraler Richtung auszuwachsen, nachdem Raum durch die Bildung der Afterlippe zwischen Nabel und Schwanz geschaffen ward.

Der Längsschnitt durch einen gleichalterigen Embryo (Fig. 13) illustriert die eben geschilderten Verhältnisse, besonders die drei Abschnitte des Uralsinus, die Ausdehnung der Caudalkammer, den Anfang der Uralplatte und den größeren Abstand des Schwanzdarmes vom Ectoderm.

Fig. 13.



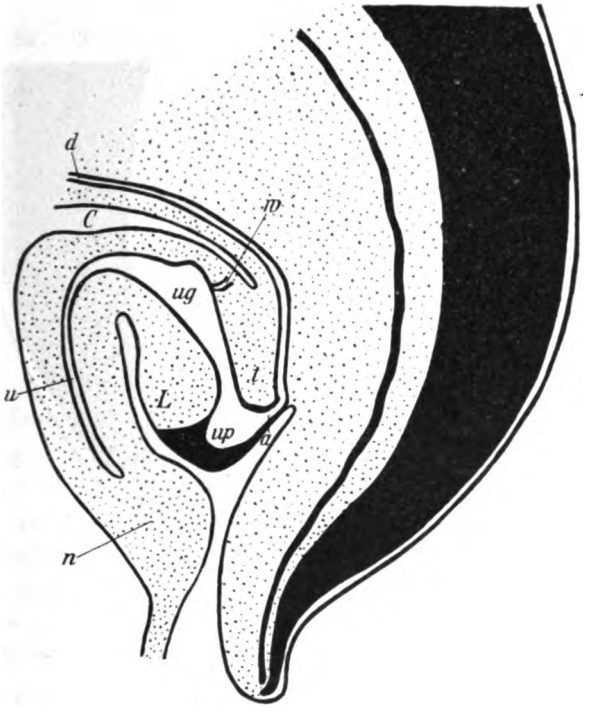
Idealer Medianschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryo 21 d 12 h. Vergr. 33/1. *C* Cölom, *c* Caudalkammer, *d* Darm, *L* Afterlippe, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *ug* Sinus urogenitalis, *t* Darmsattel, *u* Urachus. *w* Mündung des Wolffschen Ganges.

Das Modell (Taf. II Fig. 10) des um 24 Stunden älteren Embryos von 22 Tagen 12 Stunden offenbart neben dem Wachstum der Anlage eine wesentliche Neuerung der Form, hervorgerufen durch plastische Veränderungen der Caudalkammer, welche mit der wachsenden Afterlippe dorso-ventral an Länge zunimmt, aber ohne daß der transversale Abstand der Seitenwände vergrößert würde. Ihre Profilansicht kann man einem Dreieck vergleichen (Taf. II Fig. 10), dessen gekrümmte Hypothenuse längs des caudalen Abfalls der Afterlippe (*l*) zieht, während die orale Ecke an den transversal ausladenden Urogenitalsinus, die caudale Ecke an den Enddarm stößt. Welch scharfer Gegensatz besteht zwischen dem neuen zierlichen Umrisse und dem schwerfälligen Aussehen der Caudalkammer des Embryos von 21 d 12 h (Taf. II Fig. 9, 10). Man liest an beiden Figuren leicht ab, daß hauptsächlich die dorso-caudale Ecke der Caudalkammer, welche den Enddarm und rudimentären Schwanz-

Digitized by Google

darm aufnimmt, ganz bedeutend verschmälert wurde. Sie bildet jetzt einen eignen Verbindungsgang (*a*) zwischen dem ventral liegenden Lumen der Caudalkammer und dem Lumen des Enddarmes. Damit ist der Zustand vorbereitet, den TOURNEUX beim Schafe zuerst gesehen und SCHWARZTRAUBER als Analrohr beschrieben hat. Der Längsschnitt (Fig. 14) erläutert das direkt. Im Gegensatz zu der

Fig. 14.



Idealer Medianschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*. Embryo 22 d 12 h. Vergr. 33/1. *a* Analrohr, *C* Cölom, *d* Darm, *L* Afterlippe, *n* Nabelstiel, *t* Darmsattel, *u* Urachus, *ug* Sinus urogenitalis, *up* Uralplatte, *w* Endstück des WOLFFschen Ganges.

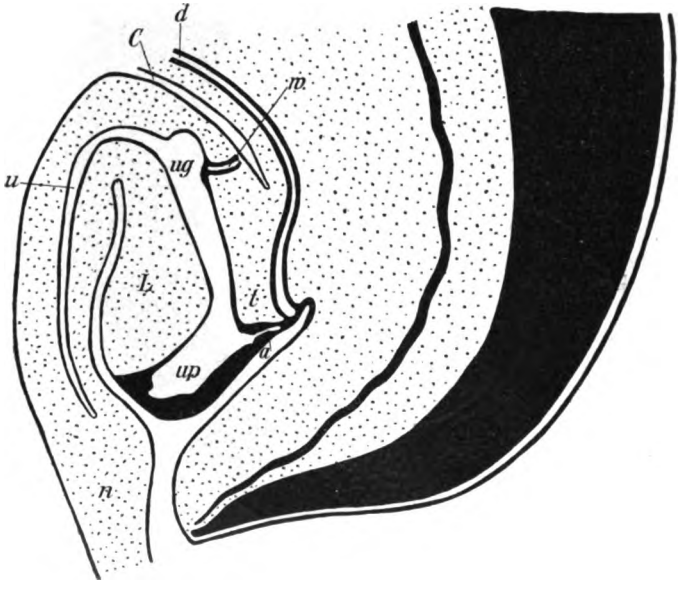
im Analrohrabschnitt spielenden Verkleinerung ist der ventrale Teil der Caudalkammer entsprechend dem Wachstum der Afterlippe ausgestreckt worden, so daß er viel weiter ventral reicht als beim Embryo von 21 Tagen 12 Stunden und die Anlage der Uralplatte (*up*) bildet. Der direkt an die Uralplatte anschließende, stumpfwinklig abgebogene Teil des Urogenitalsinus (*ug*) ist proportional gewachsen, sowohl in sagittaler wie in transversaler Richtung. Die dorso-ventral abgeflachte Gestalt ist unverändert geblieben und die

Digitized by Google

dorsale Wand ist immer noch muldenförmig konkav eingebuchtet (Taf. II Fig. 10 *a*). Am Darme fällt eine stärkere Beugung auf. Man kann einen geraden und einen gegen das Analrohr abwärts steigenden Schenkel unterscheiden.

Die am 22. Tage einsetzende Entfaltung der Caudalkammer und der Afterlippe schreitet in den nächsten Tagen energisch fort. Der Längsschnitt (Fig. 15) durch einen Embryo von 24 Tagen zeigt, daß beide Teile länger geworden sind. Die Caudalkammer hat ihr

Fig. 15.



Idealer Medianschnitt durch den Rumpf von *Cavia cobaya*, Embryo 24 d. Bezeichnungen wie bei Fig. 14.

schmales Lumen bewahrt und deshalb die Form eines seitlich komprimierten Schlauches gewonnen. Ihr ventraler Teil, die Uralplatte (*up*) mit engem Lumen, sowie das dorsale Analrohr (*a*) sind gestreckt. Ebenso ist der Hals des Sinus urogenitalis verlängert. Er führt als dorso-ventral komprimierter Gang von der oralen Ecke der Uralplatte zum Urogenitalsinus (*ug*), der transversal ausgeweitet und dessen dorsale Wand immer noch konkav eingedrückt ist. Die Wolffschen Gänge sind aber näher zusammengeschoben. Der Enddarm hat eine stärkere S-förmige Krümmung erfahren. Er hängt am hinteren Ende des Analrohres (*a*), das dem Ectoderm des caudalen Abfalles der Afterlippe innig angeschmiegt ist.

Digitized by Google

Damit sind alle Bedingungen für die Trennung des Urodäums gegeben, welche SCHWARZTRAUBER nach Präparaten von Schafembryonen geschildert hat.

II. Der morphogenetische Stilcharakter des Urodäums.

An die Beschreibung der Modelle und Schnittserien schließe ich allgemeine Erörterungen über die plastischen Vorgänge, welche die Trennung des Kot- und Harngeschlechtsweges beim Meerschweinchen herbeiführen. Nach meiner Ansicht spielen Falten und deren Verwachsung dabei keine Rolle, dagegen sind Erweiterung und Verengerung der entodermalen Hohlgebilde maßgebende Faktoren. Jedenfalls bezeugen die Modelle und die Schnittzeichnungen, daß verhältnismäßig große Lumina anfangs gebildet werden, um später auf unscheinbare Höhlungen zurückzusinken, so daß der vom erwachsenen Tier uns vertraute Zustand auf einem, wie es scheint, sehr weitem Umweg herbeigeführt wird. Ich will die Tatsachen von diesem Gesichtspunkte aus erläutern.

a. Der Darm.

Bei Embryonen im Alter von 17—18 Tagen (Fig. 1 *a* und 2, Taf. II Fig. 1 und 2) ist der Darmepithelschlauch (*r*) in ganz beträchtlicher Weite angelegt und dauert so unter schwacher Verengerung bis zu 19 Tagen 19 Stunden (Fig. 5). Hierauf beginnt das Entodermrohr sich allseitig zusammenzuziehen (Fig. 10). Die Verengerung schreitet ungefähr bis zum 24. Tage fort. Vom 26. Tage ab scheint aber das allgemeine Größenwachstum auch auf das Darmlumen von Einfluß zu sein, indem es nun an Weite zunimmt. Für die Embryonalentwicklung des Meerschweinchens ist es demnach ein charakteristisches Moment, daß der ursprünglich weit angelegte Enddarm sich allmählich verengt, um einige Tage als dünner Epithelstrang zu dauern und erst vom 25. Tage ab proportional dem intensiven Körperwachstum geräumiger zu werden.

b. Das Urodäum.

Dasselbe Gesetz gilt für das Urodäum, nur mit der Einschränkung, daß die Abnahme der Weite nicht so gleichmäßig erfolgt. Indem sie an verschiedenen Zonen zu verschiedenen Zeiten einsetzt, bedingt sie die wechselnde Form dieses Darmteils. Die hohe morphogenetische Bedeutung der Verengerung ist hier eigentlich noch

Digitized by Google

besser zu verstehen, weil das vor unsern Augen gebildete Urodäum eine plastisch regsame Anlage ist, welche bedeutende Formveränderungen erfährt. Gewissermaßen in Konsequenz des Umstandes, daß das Urodäum aus dem Enddarm durch Ausbuchtung der ventralen Wand entsteht, ist seine Höhle anfangs weit und die neu hinzutretenden Abschnitte zeigen am Beginn ihrer Entwicklung die gleiche Eigenschaft. Allmählich aber wird der Binnenraum einer bald stärker, bald weniger stark ausgeprägten Reduktion unterworfen. Der Prozeß gipfelt jedoch nicht wie beim Darm in einem fast soliden Zustande, sondern wird durch weitere Veränderungen des Lumens kompliziert, weil ziemlich gleichzeitig (eigentlich sogar etwas früher) die transversale Ausbauchung des Urodäums an der Einmündung der WOLFFschen Gänge anhebt.

Die ursprünglich parallel der Medianebene streichenden Seitenwände des Urodäums werden während des 19. Tages lateral konvex ausgebogen. Dann beginnt die orale Kuppe vorwärts zu wachsen, so daß am 20. Tage vor dem Darmsattel eine verhältnismäßig lange Blase, der Uralsinus entstanden ist. Hinter der Mündung der WOLFFschen Gänge erfolgt keine transversale Ausweitung. Dieser Abschnitt bleibt seitlich komprimiert und kann wegen seiner Eigenart als Caudalkammer unterschieden werden. Um die Mitte des 21. Tages steigert sich die transversale Ausladung in der Gegend der WOLFFschen Mündungen, so daß der Kontrast zur flachen Caudalkammer offensichtlich wird. Doch regiert die transversale Erweiterung nicht über die ganze Länge des Uralsinus, sondern nur über einen kurzen Teil, den ich oben einem dreiseitigen Prisma verglichen habe. Vor demselben hat der Uralsinus ein walzenförmiges Aussehen. Während dieser Abschnitt gegen den Nabel vorwächst und noch darüber hinausdringt, wobei er an zwei Punkten (Taf. II Fig. 7) eine schwache Knickung erleidet, wird er enorm aufgebläht (Taf. II Fig. 8), so daß die hintere Hälfte des Urodäums fast in den Schatten gestellt wird. Aber das währt nicht lange. Zwölf Stunden später ist derselbe Teil als ziemlich dünner Strang mit engem Lumen zusammengezogen; dann bildet die seitlich komprimierte Caudalkammer und der enge Urachus einen scharfen Kontrast zu der transversal erweiterten Urogenitalzone des Urodäums (Taf. II Fig. 9), die letztere wird in der Spanne von 21^d bis $21^d 12^h$ durch Näherung der ventralen und dorsalen Wand abgeflacht und das Lumen ganz eingeengt.

Das Urodäum, das ursprünglich eine weite Hohlblase darstellt,

Digitized by Google

wird also in derselben Weise wie das Darmrohr seiner ansehnlichen Lichtung beraubt und auf ein kleines Volumen reduziert; der Unterschied gegenüber dem einfacheren Vorgang am zylindrischen Darm beruht nur darin, daß hier die Abnahme des Lumens von ausgesprochenen Formveränderungen begleitet ist. Da die Modelle nicht durchweg im gleichen Maßstabe abgebildet sind, so muß man die einheitlich vergrößerten Längsschnittbilder (Fig. 18—26) zu Hilfe nehmen, um sich von der starken Schwankung des Urodäumlumens zu überzeugen.

c. Die Caudalkammer.

Nachdem die transversale Entfaltung des Urodäums um die Wolffschen Mündungen begonnen hat und die lateralen Urogenitaltaschen gebildet wurden (Taf. II Fig. 7), kann man den hinter dieser Gegend und vor dem Schwanzdarm liegenden Teil des Urodäums als Caudalkammer unterscheiden, weil er von den Erweiterungsvorgängen der übrigen urodäalen Abschnitte nicht berührt wird. Sein Lumen ist vom Anbeginn schmal und lateral komprimiert. Wenn die Aufblähung des Sinus urodaei begonnen hat, steht die Caudalkammer durch eine enge ovale Pforte mit ihm in Verbindung und vermittelt als kurzes bilateral komprimiertes Schaltstück die Verbindung zwischen ihm und dem Darm und Schwanzdarm (Taf. II Fig. 7 und 7 *a*). Von diesem Zeitpunkt ($20^d 9^h$) ab wird der dorsocaudale Abschnitt der Caudalkammer reduziert, der ventrale Teil dagegen fängt mit dem Auftreten der Afterlippe an, ventral zu wachsen. Er erzeugt die Uralplatte, welche fundamentalen Wert für die Bildung des Harngeschlechtsweges erhält (Taf. II Fig. 9, 10). Der dorsale Abschnitt der Caudalkammer dagegen verliert an Volumen, bis er den Formzustand des Analrohres erreicht hat. Endlich erfolgt die Trennung des Analrohres von dem größeren, ventralen Teil der Caudalkammer, der als Uralplatte bestehen bleibt und seinerseits lebhafte Veränderungen erfährt. Da die Lichtung der Caudalkammer vom 20.—23. Tage sehr schmal ist, führt das allgemeine Gesetz, daß die Formänderung mit einer Vergrößerung der umzubildenden Zone einsetzt und daß später eine Verkleinerung erfolgt, hier nicht zu weiten Räumen, sondern äußert sich bloß im Wachstum der Wand und in der Schaffung langgezogener Anlagen.

Digitized by Google

d. Schwinden des Schwanzdarmes.

Dem landläufigen Sprachgebrauche folgend, verstehe ich unter Schwanzdarm denjenigen Teil des Urodäums, welcher als konischer Fortsatz in die Schweifregion hineinragt. Obwohl eigentlich keine tatsächliche Grenze gegeben ist, kann man ihn künstlich durch den Knickungswinkel der Schwanzwurzel vom Urodäum abgemarkt denken. An Längsschnitten wie an Modellen erkennt man, daß die Länge des Schwanzdarmes bis zum Alter von 19 Tagen 9 Stunden zunimmt, aber schon im Stadium von $18^d 16^h$ und $19^d 9^h$ erscheint sein Rückenteil lateral zusammengedrückt (Fig. 7 *g*) und solid. Bei Embryonen von $19^d 19^h$ macht sich seine Neigung zu schwinden bereits bemerkbar, im Stadium von $20^d 9^h$ (Fig. 9) wird dies Bestreben ungemein augenfällig. Von nun an verkümmert die ganze Schwanzdarmanlage so rasch, daß am 21. Tage ein stark verengter, nasenförmiger Fortsatz (Fig. 10, 11) und 12 Stunden später überhaupt nur noch ein unbedeutendes Anhängsel an der dorsalen Wand der Caudalkammer vorhanden ist (Fig. 13). Beim Embryo $22^d 12^h$ (Fig. 14) vermissen wir auch dieses völlig.

e. Die Wolffschen Gänge.

Eine kurze Besprechung erfordern noch die Vorgänge, welche die Lage der Wolffschen Gänge verändern. Die letzteren schmiegen sich anfangs ventral hart über dem Ectoderm der Wand des Urodäums an (Fig. 2 *k*). Später (Fig. 7 *f*) liegen ihre Mündungen mehr gegen das mittlere Drittel der Urodäumwand, so daß sie seitwärts und dorsal gehoben scheinen. Je mehr die transversale Ausbauchung des Urodäums fortschreitet, um so höher stehen die Wolffschen Gänge über dem Ectoderm und um so weiter entfernen sie sich auch voneinander bzw. von der Medianebene (Fig. 12 *b*, Taf. II Fig. 2 *a* + 9 *a*). Während sie ursprünglich weit hinter dem Darmsattel enden, findet man sie später dem Darmmunde näher, endlich oral vor und über diesen gerückt; zugleich hat sich die dorsale Wand des Uralsinus abgeflacht, ja sogar (bei Embryonen zwischen $22^1/_2$ bis 24 Tagen) halbmondförmig eingesenkt. Am 21. Tage (Fig. 12 *b*, *c*) haben die Wolffschen Gänge ihren größten transversalen Abstand voneinander erreicht. Sie behalten ihn bis 22 Tage 12 Stunden, dann kommen sie einander wieder näher, so daß sie am 24. Tage fast dicht zusammenstehen.

Die gegenseitige Annäherung der beiden Wolffschen Gänge läßt sich nur mit der Annahme erklären, daß die zwischen ihnen

Digitized by Google

liegende Wandstrecke des Urogenitalsinus verkürzt, d. h. teilweise rückgebildet wird. Wenn diese Vermutung zutrifft, so kann man vielleicht verstehen, welchen Mittels sich die Natur bedient, um die Verschiebung der WOLFFschen Mündungen überhaupt zu erzielen. Auch die orale Verlagerung der Einmündungsstellen der WOLFFschen Gänge könnte in gleicher Weise erfolgen. Nur ist der Vorgang wegen der gleichzeitigen Aufblähung des Urodäums in der Gegend der WOLFFschen Gänge schwer zu durchschauen; denn während sich hierbei die vor den WOLFFschen Gängen oral und dorsal gelegenen Partien entsprechend verkürzen, müssen die ventral und caudal von denselben liegenden Gewebsteile wachsen. Doch trägt dieses Wachstum, soweit es um die Gegend der Schwanzwurzel erfolgen dürfte, nicht zur Vergrößerung des Urodäums in seinem dorso-ventralen Durchmesser bei, weil dasselbe einerseits durch die Verkürzung der oral gelegenen Partien, anderseits durch die Aufblähung kompensiert wird.

III. Die Teilung der Kloake.

Die in den vorhergehenden Abschnitten geschilderten Vorgänge werden wohl jeden Leser überraschen. Ich wenigstens war sehr erstaunt, als ich die sonderbare Reihenfolge wechselnder Formzustände des Urodäums kennen lernte. Seine Entwicklung schreitet mit so ausgeprägten Gegensätzen fort, daß man nur aus einer vollständigen Reihe von Embryonen das Prinzip des Vorgangs zu lesen vermag. Daher ist ein möglichst lückenloses Beobachtungsmaterial für die Erkenntnis der Geschichte des Urodäums die unerläßliche Vorbedingung, — will man nicht Gefahr laufen, sich in spekulative Systeme zu verlieren.

Absichtlich habe ich bisher keinen Bezug auf die Literatur genommen und nur die nackte Tatsachen als solche berichtet, weil die Auseinandersetzung mit den Ansichten von RETTERER, KEIBEL u. a., welche auf ein doch immerhin unzureichendes Beobachtungsmaterial gestützt waren, keinen Nutzen gehabt hätte, und weil deren kritische Besprechung die Einführung des Lesers in meine objektive Darstellung erschwert und eine übersichtliche Beschreibung unmöglich gemacht hätte.

Nun aber wird man eine klare Antwort auf die Frage fordern, wie die Teilung der Kloake vor sich geht.

Digitized by Google

a. Die Ansichten anderer Forscher.

Die heute am meisten verbreitete Ansicht rührt von RATHKE (6) her. Die Kloake soll durch drei Falten geteilt werden: eine vordere, von der unteren Wand des Darmes und der vorderen Wand des Allantoisganges entstehende Falte und zwei Seitenfalten der rechten und linken Kloakenwand, welche in die vordere Falte übergehen, so daß alle drei Falten endlich nur eine »einzige« darstellen, welche die »kegelförmige« Höhle der Kloake völlig durchschneidet und in Darm und Harnröhre spaltet.

So gut die einfache Vorstellung des hervorragenden Embryologen uns allen einleuchtete, sie ist notwendig falsch, weil sie mit den optischen Hilfsmitteln des Jahres 1832 nicht auf direkte Beobachtung gegründet werden konnte, und es war ein erfolgloses Beginnen, als ihr noch im Jahre 1890 und 1895 in RETTERER und KEIBEL eifrige Verfechter erstanden, wie die »kritischen Betrachtungen« von FLEISCHMANN (2) gezeigt haben.

RETTERER hat sehr wohl eingesehen, daß die RATHKEsche Lehre nichts weiter als eine hypothetische Vermutung war, welche ihr Schöpfer selbst 1861 wieder verwarf, da er die Trennungsfalten nicht sehen konnte. Aber er glaubte sich 1890 durch das Studium von Querschnittserien, die er für die Entscheidung der Frage geeigneter hielt als Längsschnitte, von der Existenz der seitlichen Kloakenfalten überzeugt zu haben, und betrachtete es als sein Verdienst[1], die positive Demonstration derselben zum ersten Male fast 60 Jahre nach dem Ausspruche RATHKES zu erbringen. Seine Ansicht (7c, S. 191) resumiert er folgendermaßen:

»Le cloaque se divise en deux canaux distincts de la façon suivante. De chacune de ses parois latérales s'élève une saillie, dont la crête tend à se rapprocher de plus en plus de celle de sa congénère. Arrivées au contact, ces crêtes se fusionnent et forment une cloison d'après le même mode que les replis, qui ferment la gouttière médullaire. Cette cloison, qui débute à l'extrémité supérieure, ou céphalique, du cloaque, se prolonge régulièrement de haut en bas, du côté caudal, jusqu'au niveau de l'orifice cloacal. Le processus aboutit ainsi à la division du cloaque en deux conduits, l'un dorsal, réservé au tube digestif et l'autre ventral, formant l'urèthre (membraneux). La cloison de séparation est la cloison uréthro-rectale. Quand ce travail est achevé, l'orifice unique ou cloacal est remplacé par deux orifices distincts: l'anus en arrière, l'orifice de l'urèthre en avant. C'est l'extremité inférieure de la cloison uréthro-rectale qui les sépare.«

[1] Ihm war entgangen, daß F. KEIBEL im März 1888 (3a, S. 422—423) dieselbe Ansicht geäußert hatte; deshalb reklamierte später KEIBEL (3e, S. 113—116) die Priorität für sich.

Digitized by Google

Im 7. Abschnitte der morphologischen Studien über Kloake und Phallus hat FLEISCHMANN (2, S. 70—76) den Aufsatz von RETTERER so eingehend kritisiert, daß ich darüber nichts Neues sagen kann.

RETTERER hat seine Meinung 1893 (7c) nochmals wiederholt, nachdem er neue Studien an Meerschweinchenembryonen von 6, 7, 8, 9, 10 mm Länge gemacht hatte. Beim Embryo von 6 mm:

(p. 186), on voit apparaître, du coté céphalique de la courbure caudale, un épaississemennt longitudinal, vers le tiers dorsal de la paroi latérale du cloaque. Cet épaississement mésodermique, ou lame latérale du cloaque, a une étendue longitudinale notable. En se rapprochant de haut en bas de sa congénère, la lame latérale divise le cloaque en rectum et conduit vésico-uréthral. En se soudant de haut en bas, les lames latérales du cloaque forment la portion supérieure de la cloison recto-urogénitale.

L'embryon de 8 mm présente les mêmes lames latérales du cloaque que celui de 6 mm, si ce n'est qu'elles s'étendent plus loin vers l'extrémité caudale et divisent le cloaque en segments dorsal et ventral. Leur soudure, à l'extrémité céphalique du cloaque, a abaissé notablement le bord inférieur de la cloison recto-urogénitale.

Nach der Schilderung der Embryonen von 9, 10, 11 mm erklärt RETTERER: En résumé, le cloisonnement du cloaque s'achève d'après un processus caractérisé par les mêmes phénomènes que ceux qui ont marqué son début et sa croissance.

Da RETTERER seinem kurzen Berichte Querschnittzeichnungen beifügte, fällt es mir leicht, seinen Irrtum anzuzeigen. Er gab fünf Querschnitte durch einen Meerschweinchenembryo von 6 mm, welche ungefähr meinen Textfig. 2 *a—k*, 7 *a—g* entsprechen, ferner drei Querschnitte durch einen Embryo von 8 mm, welche meiner Textfigur 8 *c—e* entsprechen. Wie seine Figurenerklärung ausweist, nannte er die Mesodermmassen, welche der Seitenwand des Urodäums, besonders des Dorsalwulstes (Fig. 2 *c*) anliegen, die Lames laterales du cloaque, und die zwischen Darm und Uralsinus befindliche Mesodermmasse (Fig. 2 *a*, 7 *a*, 8 *a—c*) die Cloison recto-urogenitale. Wer die Querschnitte im Zusammenhalte mit den Modellfiguren (Taf. II Fig. 2, 5, 6) betrachtet, wird erkennen, daß RETTERER keine rechte plastische Vorstellung von der Form der Kloake hatte und in dem von FLEISCHMANN gerügten Fehler befangen blieb, undifferenziertes Mesoderm unter den Begriff der RATHKEschen Falten zu subsumieren. Ich behaupte, die beiden von RETTERER als Falten gedeuteten Vorsprünge sind gar keine Falten, sondern der Rand der Kommunikationsstelle zwischen den ungleich weiten Hohlräumen des Darmes und des Urodäums. (Siehe S. 51.)

Digitized by Google

Keibel ist gleichfalls für die Existenz lateraler Falten in der Kloake des Meerschweinchens eingetreten, als er die hergebrachte Ansicht prüfte, ob die Harnblase aus dem Allantoisgange oder der Allantois entstehe. Er suchte nachzuweisen, daß wenigstens der untere Teil der Blase von der entodermalen Kloake stammt, indem die Kloake durch zwei laterale Falten geteilt werde. Da er das gleiche Objekt untersucht hat wie ich, ist es geboten, seine Angaben hier vollständig zu berichten.

In der ersten Mitteilung (3 a, S. 187) sagt er:

»Die Entwickelung der Blase beim Meerschweinchen geht nun in Kürze berichtet in der Weise vor sich, daß der gemeinsame Kloakenraum, welcher sich noch bei den Embryonen vom 17. Tage vorfindet, am 18. Tage durch zwei laterale Falten in einen vorderen Raum, die Anlage für die Harnblase, und einen hinteren Raum für den Mastdarm geschieden wird.«

S. 189. »Zunächst mache ich auf die beiden lateralen Falten aufmerksam, welche die Kloake des menschlichen und des Meerschweinchenembryos in Harnblase und Mastdarm trennen.«

1893 bekräftigte er die Richtigkeit seiner Darstellung (3 c, S. 546) mit folgenden Worten (3 c, S. 548):

»Ich lasse die Trennung der Kloake des Meerschweinchens in einen ventralen und dorsalen Teil durch zwei laterale Falten bewirkt werden. Diese lateralen Falten sind, wie die Figuren zeigen, in der Tat vorhanden, aber durch das Zusammenwachsen der beiden lateralen Falten am cranialen Ende entsteht natürlich eine frontal gestellte Scheidewand, die je mehr die Falten zusammentreffen, desto weiter caudal abwärts rückt. Eine deutliche Nahtbildung, wie solche z. B. bei der Entwicklung des Gaumens auftritt, läßt sich hier jedoch nicht nachweisen. Demnach würde auch gegen eine Darstellung nicht viel einzuwenden sein, die besagt, daß die Kloake durch das Tiefertreten einer frontalen Scheidewand in einen dorsalen und einen ventralen Teil getrennt wird; man müßte dann die lateralen Falten dadurch erklären, daß die frontale Scheidewand lateral schneller vorwüchse als in der Mitte. Beide Darstellungen kommen so schließlich auf dasselbe hinaus. Wesentlich ist und das steht beim Meerschweinchen fest, daß der größte Teil der Harnblase aus der Kloake dadurch seinen Ursprung nimmt, daß die Kloake in einen ventralen Teil, die Harnblase, und einen dorsalen Teil, den Mastdarm, geteilt wird. Soweit kann ich meine früheren Untersuchungen bestätigen.«

Zwei Jahre später wiederholte Keibel (3 d, S. 189):

»Ich konnte nachweisen, daß wenigstens der untere Teil der Blase aus der entodermalen Kloake seinen Ursprung nimmt und daß zwei la-

Digitized by Google

terale Falten, welche sich zu einer frontalen Scheidewand vereinigen, diese entodermale Kloake in die ventral gelegene Harnblase und Harnröhre resp. Sinus urogenitalis und in den dorsal gelegenen Darm scheiden.«

Auch der Befund bei dem menschlichen Embryo (Hs. for. 6 bis 6,5 mm) spricht nach seinem Urteil (3 d, S. 192) entschieden

»für zwei laterale Falten, welche sich in cranio-caudaler Richtung zu einer frontalen Scheidewand verbinden.«

Einige Zeilen weiter unten fährt er fort (3 d, S. 192):

»Wenn ich einmal sagte, daß, da ich keine Nahtspuren gefunden hätte, man die Sache ja auch so darstellen könne, als wenn die Scheidung durch das Tiefertreten einer frontalen Scheidewand erfolgte, die an den lateralen Seiten der Kloake schneller vorwüchse, als in der Mitte, so sollte damit nur darauf hingewiesen werden, daß die tatsächlichen Befunde beider Parteien die gleichen sind. Ich selbst habe nicht, wie dies RETTERER anzunehmen scheint, meine Ansicht geändert und trete schon aus Rücksicht auf die Mißbildungen . . . . noch immer für meine ältere Anschauung ein.«

In der anschließenden Diskussion bemerkte R. W. ZIMMERMANN (3 d, S. 199), es erscheine zweifellos, daß die Scheidewand in der Kloake eines von ihm rekonstruierten menschlichen Embryos von 7 mm durch Vereinigung zweier von den Seiten her eingestülpter Entodermfalten mit kulissenartiger Mesodermgrundlage gebildet werde.

KEIBELS ausführliche Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparats (3 e) erwähne ich hier kurz, weil sie sich auf Beobachtungen an menschlichen Embryonen stützt, und weil FLEISCHMANN (2) vor zwei Jahren in diesem Jahrbuche gezeigt hat, daß das Beweismaterial für KEIBELS Absichten nicht ausreicht:

Beim Embryo E B 3 mm sind Furchen über die oberen zwei Drittel der seitlichen Kloakenwand zu verfolgen.

Beim Embryo Hs. J. 4,2 mm sind ausgedehnte laterale Falten an der Kloake nicht vorhanden.

Dagegen sieht man beim Embryo Hs. for. 6,5 mm seitliche Falten an der Teilungsstelle von Harnblase und Darm in das Lumen der Kloake vorspringen und caudalwärts ziehen.

Man wird zugeben, daß diese Beobachtungen uns kein Recht geben, die Existenz der Seitenfalten als bewiesen anzusehen. Noch weniger war aber KEIBEL imstande, ihr weiteres Schicksal, d. h. ihre Verwachsung zur frontalen Scheidewand zu verfolgen. Daher ist er

Digitized by Google

einer klaren Antwort ausgewichen und hat bloß von einer frontalen Scheidewand gesprochen, welche die Kloake in einen ventralen und dorsalen Abschnitt teilt und die Kloakenmembran erreicht. Im Vergleich zu der positiven Bestimmtheit, mit welcher er die Seitenfalten des Meerschweinchens beschrieben hat, fällt hier seine unentschiedene Ausdrucksweise auf.

In seiner neuen Abhandlung über das Urogenitalsystem von *Echidna* (3 f) drückt sich KEIBEL noch weniger bestimmt aus. Er beschreibt zwar bei jungen Embryonen Seitenfalten, aber er sagt nichts von ihrer Verwachsung. Die einschlägigen Stellen lauten:

Beim Embryo 40 (3 f, S. 155) steht die Kloake in weiter Verbindung mit der Allantois. Durch diese weite Verbindung kann man die beiden Seitenfalten erkennen, welche das Gebiet des zukünftigen Darmes, die Darmbucht, gegen das Gebiet der Harnblase, Allantois und Sinus urogenitalis abgrenzen. An der Ansicht des Modelles von caudal her treten deutlich die beiden lateralen Falten hervor, welche die Darmbucht gegen den ventralen Teil der Kloake abgrenzen.

Beim Embryo 41 (3 f, S. 163) kann man die Falten, welche die Darmbucht gegen die übrige Kloake abgrenzen, in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgen.

Beim Embryo 42 (3 f, S. 165) erkennen wir, daß die Kloake zum großen Teil aufgeteilt ist. Ihr vorderer, noch nicht aufgeteilter Abschnitt liegt cranial durchaus im Gebiete des Kloakenhöckers.

Beim Embryo 44 ist die entodermale Kloake in Enddarm und Sinus urogenitalis aufgeteilt.

Die Zusammenfassung (3 f, S. 203) berücksichtigt erst die frontale Scheidewand:

»Die entodermale Kloake wird durch eine frontale Scheidewand in einen ventralen Abschnitt, aus dem Harnblase und Sinus urogenitalis hervorgeht, und in einen dorsalen Abschnitt, der das entodermale Endstück des Darmes bildet, aufgeteilt. In den früheren Stadien erkennt man rechts und links von der frontalen Scheidewand zwei Falten an den Seitenwänden der entodermalen Kloake.«

Ich schließe aus dem Wortlaut dieser Stellen, daß KEIBEL heute noch die Ansicht vertritt, die frontale Scheidewand der Kloake entstehe durch Verwachsung der seitlichen Falten, und weise einstweilen darauf hin, daß zwingende Gründe dafür weder beim Meerschweinchen, noch beim Menschen, noch bei *Echidna* gefunden wurden. Die eingehende Kritik seiner Meinung werde ich weiter unten geben.

R. MEYER (4) bestätigte 1903 nach eignen Untersuchungen, be-

Digitized by Google

sonders an Meerschweinchen, auch am Menschen, die Ergebnisse KEIBELS, leider ohne ausführliche Schilderung seiner Präparate.

Die Darstellung, welche DISSE (1 a) im Handbuch der menschlichen Anatomie von BARDELEBEN entworfen hat, folgt im wesentlichen der Ansicht von KEIBEL:

S. 156. »Der Raum der Kloake wird vom Kopfende anfangend ventral der Allantois, dorsal dem Darm zugeteilt . . . . Die dorsale Wand der Allantois geht unter spitzem Winkel in die ventrale Darmwand über; von vorn gesehen, bildet dieser Übergang eine frontal gestellte Falte, die von oben her in den Kloakenraum hineinragt. Diese Falte rückt in dem Maße abwärts, wie die Kloakenwände in die der Allantois und des Darmes einbezogen werden . . . .

Die Trennung des Kloakenraumes und seine Zuteilung an Allantois und Darm geht weiter. Sie wird durch das Auftreten von zwei Falten begleitet, die an den beiden Seitenwänden der Kloake sich ausbilden, kopfwärts hoch sind und um so niedriger werden, je näher sie dem Schwanzende kommen. Die beiden Falten gehen am Kopfende der Kloake in die frontal gestellte Falte über, welche durch den Übergang der Wand der Allantois in die Wand des Darmes entsteht. Beide Falten wachsen einander entgegen und werden höher. Indem sie vom Kopfende ab miteinander verschmelzen, bilden sie eine frontal gestellte Scheidewand, die nach oben hin in die Wand der Allantois und des Darmes übergeht. Die Scheidewand senkt sich immer mehr und teilt den Kloakenraum in eine vordere und eine hintere Abteilung; die vordere (ventrale) erscheint als eine Fortsetzung der Allantois, die hintere (dorsale) als Fortsetzung des Darmes. Beide Unterabteilungen stehen so lange miteinander in Verbindung, als die Scheidewand den Boden der Kloake nicht erreicht; sie werden aber schließlich vollständig voneinander getrennt.«

Eigne Studien an Embryonen des Maulwurfs (*Talpa europaea*) veranlaßten DISSE neuerdings zu einer Modifikation seiner eben referierten Darstellung. Er erklärt (1 c, S. 509):

»Für Talpa ist zu Beginn der Aufteilung der Kloake nur eine einzige, frontal gestellte Falte vorhanden, die sich nach abwärts verlängert. Ihre Seitenränder setzen sich nicht auf die Seitenwände der Kloake fort, das geht aus der Betrachtung der Querschnittreihen ohne weiteres hervor. Wenn allerdings die Falte, die frontale Scheidewand der Kloake, weiter entwickelt ist, so sieht man deutlich, daß caudalwärts von ihr zwei Vorsprünge der Seitenwand in die Kloake hineinragen, die sich unmittelbar an die Scheidewand anschließen; ob nun diese Vorsprünge bei dem Wachstum der Falte einfach caudalwärts weitergeschoben werden, oder ob sie durch Verschmelzung miteinander die Falte verlängern, läßt sich aus der Betrachtung der Serien, der Rekonstruktion und der Modellierung nicht erschließen, weil diese Technik wohl das Resultat, nicht

Digitized by Google

aber die Art kennen lehrt, auf die es erreicht worden ist. Beide Vorgänge müssen die gleiche Wirkung haben — die Verlängerung der frontalen Kloakenscheidewand.«

Die zögernde Ausdrucksweise, welche die späteren Aussprüche von KEIBEL charakterisiert, und die entschiedene Ablehnung eines bestimmten Entscheides durch DISSE lassen nach meinem Urteil vermuten, daß die beiden Anhänger RATHKES an ihrer Sache zu zweifeln beginnen, sonst hätten sie dieselbe mit größerer Energie verfochten. Jedenfalls steht fest, daß niemand die Verwachsung der seitlichen Falten wirklich gesehen hat und daß jeder Anhänger RATHKES zur Vermutung gezwungen ist, die hypothetische Vereinigungsstelle dieser Falten, d. h. der Sattel zwischen Darm und Allantois wachse gegen die Kloakenmembran herab. Kleine Unterschiede der Auffassung bestehen bloß insofern, als KEIBEL glaubt, die frontale Scheidewand sei durch Verschmelzung lateraler Falten entstanden, während DISSE die frontale Scheidewand als die Hauptsache und die seitlichen Falten als sekundäre Ausläufer derselben erklärt.

Als geschichtliche Kuriosität erwähne ich anhangsweise die unhaltbare Ansicht, welche G. v. MIHÁLKOVICS nach Untersuchungen von Kaninchenembryonen sich 1884 gebildet hat. Er sagte damals (5, S. 311): Es ist die RATHKEsche Ansicht, wonach die Kloake durch die Entwicklung des Dammes in zwei Räume geteilt wird, wovon der vordere zum Sinus urogenitalis, der hintere zum Mastdarm wird, nicht ganz zutreffend; denn die ganze Kloake wird während des Vorwachsens der mittleren Dammfalte (= frontale Scheidewand KEIBELS) in die Bildung resp. Verlängerung des Enddarmes hereingezogen, und die Aftermündung entsteht aus dem Reste des Schwanzdarmes, nach Durchbruch der Aftermembran. Hingegen entstand die Mündung des Urogenitalkanals (Fissura urogenitalis) einzig und allein aus dem Endteil der Allantois, aus jener Stelle, die ursprünglich über der Kloake lag und frei in diese hinein mündete. Die Kloake hat an der Bildung des Urogenitalkanals gar keinen Anteil.

b. Kritik.

Nach meinen Präparaten stellt sich der Vorgang in einem andern Lichte dar, weil wir jetzt nicht mehr darauf angewiesen sind, die Schnittbilder allein unsern Spekulationen zugrunde zu legen, sondern an Schnitten und Modellen die volle Plastik des Geschehens studieren können. Die Modelle aber schließen die Existenz von verwachsenden Seitenfalten ebenso sicher aus, wie das Vordringen einer frontalen Scheidewand und lehren uns die Geschichte des Urdarms als eine recht komplizierte Metamorphose kennen.

Was zunächst die Seitenfalten betrifft, so habe ich an den Quer-

BOSTON MEDICAL LIBRARY JUL 20 1923

Digitized by Google

schnitten (Fig. 2, 7, 8, 12) und den Modellen genau dasselbe Relief gesehen, welches Retterer und Keibel als solche gedeutet hat, nämlich den Gegensatz zwischen einer dorsalen Hohlrinne nahe dem Darmmunde und einem ventralen, weiten Sacke, dem Uralsinus. Aber ich stimme nicht bei, wenn solche Bilder als Beweis für die Existenz von Seitenfalten aufgefaßt werden sollen. Retterer und Keibel haben die Querschnitte unter der Voraussetzung betrachtet, daß ursprünglich ein weites Kloakenlumen vorhanden war, und haben daraus gefolgert, die dorsale Wand sei faltenartig eingebeugt worden, bis eine Rinne entstand, die wie eine unvollständige Fortsetzung des Rectums erscheint und später durch Verwachsung wirklich geschlossen wird. Die Voraussetzung und die Folgerung treffen jedoch nicht zu; denn die erste Anlage der terminalen Darmkammer besitzt ein schmales Lumen und eine transversal gequetschte Form. Etwas später werden die Seitenwände lateral konvex gewölbt, aber nur im ventralen Teil der Anlage, nicht im dorsalen, wo das primäre Verhalten, d. h. der verhältnismäßig geringe Abstand der Seitenwände herrschend bleibt. Die starke Aufblähung der ventralen Zone ist also eine sekundäre Stufe der Entwicklung. Da der sekundär erzeugte Uralsinus zum dorsalen Abschnitte des Urodäums in dem Gegensatz einer weiten und engen Höhle steht, müssen sich beide durch einen mehr oder weniger deutlichen Rand an der Seitenwand abgrenzen. Retterer und Keibel hatten durchaus unrecht, denselben als Falte zu deuten; denn hier ist keine Falte gegen das Lumen hereingetrieben. Der Grenzrand, der auf Schnitten einer Falte ähnlich sieht, wurde bloß dadurch geschaffen, daß die ventrale Zone zur Aufblähung fortschritt, während die dorsale Zone sich nicht daran beteiligte.

Die falsche Deutung mußte naturgemäß Verlegenheiten bereiten. Retterer und Keibel konnten die Verwachsung der Falten nicht beobachten, ebensowenig konnten sie eine Naht in der frontalen Scheidewand finden, welche nach ihrer Meinung durch Verschmelzung der Seitenfalten entstehen sollte.

Die auf Taf. II Fig. 1—10 abgebildete Folge von Entwicklungszuständen des Urodäums, welche Rathke und seinen Anhängern unbekannt war, widerlegt nach meinem Ermessen die Möglichkeit, daß die morphologische Metamorphose durch Verwachsung seitlicher Falten herbeigeführt werden könnte. Lassen sich schon die Formen des 18.—21. Tages nicht mit der Rathkeschen Annahme in Einklang bringen, so kann vollends von 21 Tagen 12 Stunden ab die

Digitized by Google

Umbildung und Verengerung der Caudalkammer, welche schließlich zur Abtrennung des Analrohres führt, nicht durch Verschmelzung lateraler Falten geschehen, da die allseitige Verengerung der in Frage kommenden Partie nach Art eines aufgeblähten und in seine Ruhelage zurückkehrenden, elastischen Hohlkörpers an den Modellen ohne weiteres abzulesen ist. Also ist es Zeit, die ganze Vorstellung als irrtümlich zu beseitigen.

Je länger sich übrigens KEIBEL mit dem Studium der Kloakenentwicklung befaßte, um so weniger bestimmt spricht er sich über das Schicksal der Seitenfalten aus. Ich habe oben darauf hingewiesen, daß er für junge Embryonen die Anwesenheit solcher Falten behauptet, aber keine Antwort auf die Frage gibt, ob sie wirklich verwachsen.

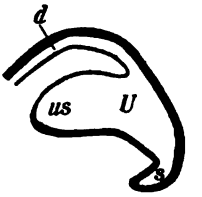
DISSE hat nun kürzlich das Hauptgewicht auf die frontale Scheidewand gelegt und ihr caudal gerichtetes Vordringen als Grund der Kloakenteilung erklärt. Ich gebe zu, daß seine Annahme recht einleuchtet, besonders da bei oberflächlicher Betrachtung der Längsschnitte (Fig. 3, 5, 9, 11, 13, 15) der direkte Augenschein dafür zu sprechen scheint. Trotzdem halte ich auch diesen Versuch zur Rettung der RATHKEschen Lehre für aussichtslos. Ich bestreite sogar schlechterdings die Anwesenheit einer frontalen Scheidewand, welche gegen die Kloakenmembran herabrücken und die Höhle des Urodäums in einen Harnblasen- und Darmteil trennen soll.

Es erscheint mir zunächst ganz sicher, daß in den jüngsten Stadien, welche ich und andre beobachteten, keine frontale Scheidewand vorhanden ist; denn der Darm des Embryos von 17 Tagen 13 Stunden geht ganz allmählich in seine flach gequetschte Endkammer über. An dem Längsschnitt (Fig. 3) sieht freilich die Gegend des Darmsattels einer Falte außerordentlich ähnlich. Sobald man jedoch die Modelle (Taf. II Fig. 1 und 2) betrachtet, begreift man, daß in das Urodäum keine Falte einspringt. Am zylindrischen Darmrohr zieht die ventrale Wand in geringer Entfernung und parallel der dorsalen Wand, am Urodäum ist sie dagegen ventral konvex vorgekrümmt und weiter von der dorsalen Wand entfernt. Die beiden Zonen von verschiedener Krümmung setzen sich natürlich durch einen Rand, eben den sog. Darmsattel, voneinander ab. Wenn die Aufblähung des Uralsinus während des 20. Tages (Fig. 5, 6 und Taf. II Fig. 4, 5) auffallend zunimmt, springen nicht bloß die orale, sondern auch die lateralen Wände des Urodäums über die seitliche Tangentialebene des Darmrohres hinaus und verstärken den plastischen

Digitized by Google

Gegensatz beider Zonen. Der zylindrische Darm geht aber immer noch in seine Endkammer ungefähr auf gleiche Weise über, wie sich der Hals eines Glaskolbens in den kugeligen Retortenraum erweitert, und man darf nicht sagen, zwischen Darm und Uralsinus sei eine frontale Scheidewand eingeschoben; denn Modelle und Längsschnitte beweisen, daß der Uralsinus in umbilicaler Richtung entfaltet wurde. Der an Längsschnitten zwischen der ventralen Wand des Darmes und der dorsalen Wand des Uralsinus liegende Keil könnte höchstens als frontale Falte bezeichnet werden, wenn die ventrale Wand des Uralsinus (*us*) und die dorsale Wand des Darmes (*d*), die ich auf nebenstehender Skizze (Fig. 16) mit stärkerer Linie ausgezogen habe, einen gemeinsamen Hohlraum umspannen würden. Nur unter dieser Voraussetzung würde eine Frontalfalte die Höhle unvollkommen scheiden, in Wirklichkeit aber liegt der Darm als gesonderte, morphologische Individualität über dem transversal ausladenden Uralsinus. Das, was Keibel und Disse an den Längsschnitten frontale Scheidewand nannten, sieht natürlich einer Falte sehr ähnlich, doch ist es keine Falte im Sinne Rathkes, der annahm, sie entstehe als lamellenartiger Vorsprung der Wand und schiebe sich in die vorher vorhandene Kloakenhöhle ein.

Fig. 16.



Schematischer Längsschnitt durch das Urodäum von *Cavia cobaya*, Embryo 19 d 19 h. Vergr. 25/1.

Ich will noch eine theoretische Betrachtung anfügen, um die falsche Deutung endgültig zu beseitigen. Man kann den Enddarm und die Kloakenanlage als einen Hohlkörper betrachten, der ungleich weite Räume enthält. Wenn ich von der komplizierten Gestalt absehe, darf ich das Darmlumen als zylindrischen Gang und die Uralhöhle als kugeligen Raum auffassen, die miteinander kommunizieren. Theoretisch sind hier zwei Fälle möglich, entweder geht das zylindrische Lumen durch konische Erweiterung allmählich in den Kugelraum

Fig. 17.

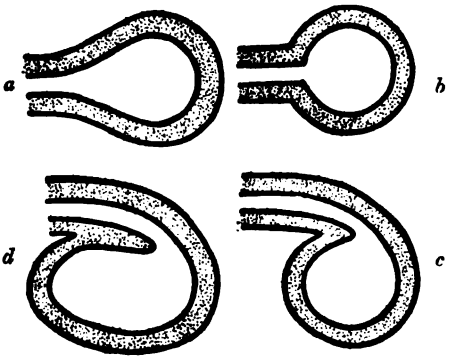


Fig. 17 *a—d*. Schematische Längsschnitte durch Hohlkörper mit ungleich weiter Innenhöhle.

Digitized by Google

über (Fig. 17 *a*), oder die weite Höhle sitzt unvermittelt neben dem zylindrischen Gang (Fig. 17 *b*). Wenn nun im zweiten Falle (Fig. 17 *b*) beide Höhlen so gegeneinander abgeknickt sind, daß das weite Lumen zum Teil unterhalb des zylindrischen Ganges liegt, so wird auf dem Längsschnitt (Fig. 17 *c*) ein Stück der Wand zwischen die beiden Höhlen gleich der frontalen Falte zwischen Darm und Uralsinus einspringen. Jedermann sieht jedoch ein, daß keine Falte im strengen Sinne des Wortes vorliegt. Wenn nun die ventrale Höhle sich unter dem Darm nach vorwärts ausdehnt (Fig. 17 *d*), wie es der Uralsinus wirklich tut, so wird der zwischen beiden eingeschlossene Wandbezirk auf dem Längsschnitte noch mehr einer Falte ähnlich werden, ohne wirklich eine Falte zu sein; denn er ist ein schmaler Wandpfeiler, welcher mit der Entfaltung der Höhlen allmählich herausmodelliert wurde.

c. Eigne Ansicht.

Nachdem ich nachgewiesen habe, daß sowohl die Bezeichnung »laterale Falte« als »frontale Scheidewand« für die Beschreibung des inneren Reliefs des Urodäums unzulässig sind, habe ich schließlich die Frage zu erörtern, wie es kommt, daß der Darmsattel auf jedem älteren Stadium tatsächlich näher an der Kloakenmembran liegt.

Ich glaube, daß sich die Annäherung nicht in einfach schematischer Weise erklären läßt, sondern daß verschiedene Vorgänge zusammenwirken, nämlich:

1) Die Verengerung des Uralsinus zwischen dem 20.—21. Tage, wodurch der Sattel gegen das Ectoderm gesenkt wird.
2) Die Rückbildung der Caudalkammer.
3) Die allseitige Verengerung des Analrohres, welches bereits im Stadium von 21 Tagen 12 Stunden weit angelegt erscheint und dann eine Reduktion erfährt, bis der Zustand von 22 Tagen 12 Stunden bzw. 24 Tagen hergestellt ist.
4) Die Verschiebung der ganzen Anlage, die am besten erhellt, wenn man die Lagebeziehungen des Nabelstieles zum Schwanz und des Sinus urogenitalis zur Bauchwand berücksichtigt.

Zum Verständnis der bisher wenig beachteten Lageveränderung, die teils von der Volumzunahme des umgebenden Mesoderms, teils vom Auftreten neuer Formcharaktere begleitet ist, habe ich die Längsschnitte übersichtlich nebeneinandergestellt (Taf. III Fig. 18—25). Da alle bei gleicher Vergrößerung entworfen sind, so kann man direkt ablesen, daß zunächst eine Verkleinerung des Urallumens erfolgt und erst vom 22. Tage ab proportionales Wachstum eintritt.

Digitized by Google

I. Die Stadien von 18 Tagen bis 19 Tagen 19 Stunden (Fig. 18 bis 20) kommen für die Teilungsfrage nicht in Betracht. Sie zeigen Schwanz und Nabel dicht benachbart und die Kloakenmembran mehr oder weniger schräg zwischen beiden ziehend. Das Urodäum hat in dieser Periode die Tendenz, sich nabelwärts zu vergrößern, nicht, sich aufzuteilen. Der Darmmund, d. h. die Stelle, wo der zylindrische Darm ins Urodäum übergeht (an den Längsschnitten durch den Darmsattel [*t*] stets erkennbar), verändert seine Lage, wie mir scheint, gar nicht. Er bleibt in der gleichen Entfernung von der Kloakenmembran.

Am 20. Tage (Fig. 21) steht der Darmmund der Kloakenmembran unzweifelhaft näher, sicher nicht deshalb, weil eine Falte vorgewachsen ist, sondern weil das Urodäum unter Verkürzung seines Höhendurchmessers abgeplattet wurde. Wenn so seine dorsale Wand der ventralen Wand näher rückt, muß natürlich der Abstand des Darmmundes vom Ectoderm abnehmen.

II. Gegen das Ende des 20. Tages (Fig. 22) werden dem Urodäum diejenigen Merkmale aufgedrückt, welche die Voraussetzung der künftigen Teilung sind, indem die vordere Hälfte vor den Wolffschen Gängen sich transversal entfaltet, die Caudalkammer seitlich komprimiert bleibt.

Fig. 26 *a*.

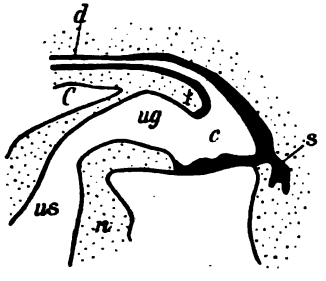


Fig. 26 *b*.

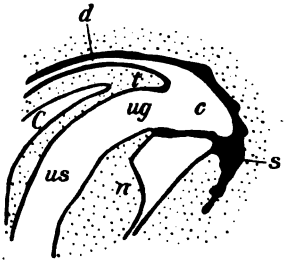


Fig. 26 *a*, *b*. Längsschnitte durch das Urodäum von *Cavia cobaya*. Fig. 26 *a* Embryo 21 d, Fig. 26 *b* Embryo 20 d 9 h. *C* Cölom, *c* Caudalkammer, *d* Darm, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *t* Darmsattel, *us* Sinus urodaei.

Der Darmmund verändert dabei seine Lagebeziehung zur Kloakenmembran kaum. Das erhellt am besten, wenn man Längsschnitte durch das Urodäum von 20 Tagen 9 Stunden und 21 Tagen in einer solchen Orientierung zeichnet, daß die Konturlinien sich ungezwungen aufeinander beziehen lassen (Fig. 26 *a*, *b*).

Dagegen ist die Stellung der ganzen Anlage im Körper und

Digitized by Google

die Beziehung zu den Nachbarorganen eine andre geworden: Schwanz und Nabelstiel sind weit voneinander entfernt, die Kloakenmembran zieht nicht mehr schräg, sondern in einem fast rechten Winkel zur ventralen Schwanzfläche; vor ihr ist ein beträchtliches Stück Bauchwand neu hinzugefügt. Diese Veränderungen müssen durch Wachstum der ganzen postumbilicalen Zone veranlaßt worden sein. So konnte der Schwanz vom Nabelstiel, den er bisher fast berührte, abgedrängt werden. Jedenfalls spielen sehr lebhafte Wachstumsprozesse an allen Nachbarorganen; besonders das Rückenmark zeigt eine ganz andre Biegung als 15 Stunden vorher. Die senkrechte Einstellung der Kloakenmembran gegen die Schwanzfläche ist begleitet von einer Krümmungsänderung der Wand des Sinus urogenitalis. Gerade vor dem Darmsattel und der Kloakenmembran ist die dorsale Wand des Sinus dorsal konvex gekrümmt, die ventrale Wand im gleichen Sinne, aber etwas schwächer gebogen. Für die spätere Trennung scheint mir der Umstand wichtig zu sein, daß die Caudalkammer vom Schwanz her eine Verkürzung erfahren hat. Nicht bloß der Schwanzdarm ist auf kümmerliche, vom Ectoderm mehr entfernte Reste geschwunden, sondern auch die hintere Bucht der Caudalkammer, deren Lichtung beim Embryo $20^d 9^h$ etwas mehr über die Schwanzwurzel hinausspringt als am 21. Tage. Die nebeneinandergestellten Profilzeichnungen beweisen ferner, daß auch der dorsale Kontur der Caudalkammer, welcher gegen den Enddarm läuft, am 21. Tage steiler abfällt. Ich schließe daraus auf eine Verengerung der Caudalkammer von hinten her.

III. Beim Embryo $21^d 12^h$ (Fig. 23) trifft man dieselben Teile in neuen Lagebeziehungen: Schwanz und Nabel sind wieder stark zusammengeschoben, ihr Abstand ist um die Hälfte geringer als 12 Stunden vorher, auch das Rückenmark ist mehr gekrümmt. Die vorher senkrecht zur Schwanzfläche ziehende postumbilicale Bauchwand ist als Afterlippe (*L*) vorgewölbt. Der Sinus urogenitalis ist steil aufgerichtet, besonders steigt der Endteil des Darmrohres fast gerade empor. Der Darmmund liegt der Kloakenmembran entschieden näher. Der Grund kann aber nach meiner Ansicht nur eine allgemeine Verengerung der Caudalkammer sein, nicht einseitiges Vordringen des Mesoderms am Darmsattel, was am Modelle besser in die Augen fällt als an der Abbildung Taf. II Fig. 9, 9*a*. Wenn man den Längsschnitt durch das Urodäum des Embryos von 21^d so dreht (Fig. 27 *a*, *b*), daß sein Kontur ungezwungen mit dem Umriß von $21^d 12^h$ verglichen werden kann, wird klar, daß die hintere Zone der Caudal-

Digitized by Google

kammer verkleinert, d. h. ihre den Schwanzdarm tragende Wandstrecke dem Darmsattel näher gekommen ist; also hat eine Verkürzung der Caudalkammer von hinten her oder wahrscheinlich eine

Fig. 27 *a*.

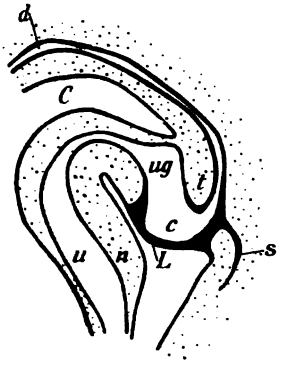


Fig. 27 *b*.

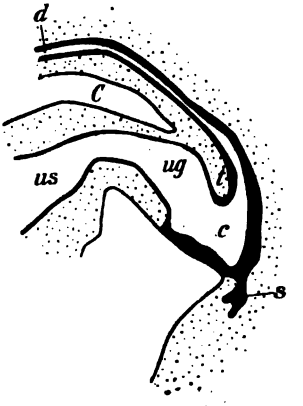


Fig. 27 *a*, *b*. Längsschnitte durch das Urodäum von *Cavia cobaya*. Fig. 27 *a* Embryo 21^{d} 12^{h}, Fig. 27 *b* Embryo 21^{d}. *C* Cölom, *c* Caudalkammer, *d* Darm, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *t* Darmsattel, *us* Sinus urodaei.

allseitige Verengerung ihrer Höhle stattgefunden, welche nicht bloß eine Lageveränderung der hinteren Wand, sondern auch der Gegend um den Darmsattel herbeiführt, so daß der letztere etwas näher an die Körperfläche gebracht wird.

IV. In den nächsten Tagen, bei Embryonen 22^{d} 12^{h} und 24^{d} (Fig. 24, 25), spielt die Caudalkammer die ausschlaggebende Rolle. Ihre beiden Ecken werden sagittal ausgezogen, die orale Ecke im stärkeren Grade zur Uralplatte (*up*). Die caudale Ecke wächst etwas weniger, aber sie verengt sich zum schmalen Analrohr (*a*), gegen das der Enddarm winklig abgeknickt wird. Bei jedem älteren Embryo aus der Periode zwischen 22—24 Tagen findet man die Derivate der Caudalkammer mehr in der kräftig auswachsenden Afterlippe eingebettet, besonders steht der Darmmund jetzt an dem Ectoderm des caudalen Lippenabfalls. Vielleicht ist das auf folgende Weise möglich geworden: Die in der Mitte des 22. Tages eingeleitete Verengerung der Caudalkammer schreitet weiter fort, wahrscheinlich mehr von der caudalen Seite her, weniger an der oralen Seite. Zugleich wächst die Caudalkammer in die Länge, ihr apicaler Teil wird mit der wachsenden Afterlippe ausgezogen, ihr dorsaler Teil als Analrohr verengt. Das Auswachsen ist von einer gleichsinnigen

Digitized by Google

Wucherung der umgebenden Mesodermzellen begleitet. Sie bilden die Masse der an Größe zunehmenden Afterlippe, sie vermehren sich aber auch in der Zone zwischen Sinus urogenitalis und Rectum, so daß die beiden Hohlorgane bald weiter entfernt liegen als bei $21^d 12^h$. Der ventrale Teil der Caudalkammer, d. h. die Anlage der Uralplatte (*up*) setzt sich durch Verengerung der Verbindungsstücke gegen den Sinus urogenitalis und das Rectum ab. Es entsteht der enge Hals des Sinus und das schmale Analrohr. Da die Zunahme der Afterlippe teils durch Wachstum des frei ragenden Gipfels, teils durch Neudifferenzierung an der Basis geschieht, so kann man den Umstand, daß der Darmmund an das Ectoderm des caudalen Lippenabfalls herankommt und das Analrohr länger wird, als Folge des Wachstums an der Lippenbasis betrachten. Die am 24. Tage bereits sichtbare Postanalzone der Afterlippe läßt gar keine andre Erklärung zu als die Annahme, daß Gesamtwachstum der basalen Mesoderm- und Ectodermzellen stattgefunden hat. Auch die Formänderung der zwischen der dorsalen Sinuswand und dem Rectum liegenden Mesodermmassen (*t*) während des 21.—24. Tages spricht entschieden für die lebhafte Wucherung der entodermalen und mesodermalen Zellen (Fig. 23—25 *t*).

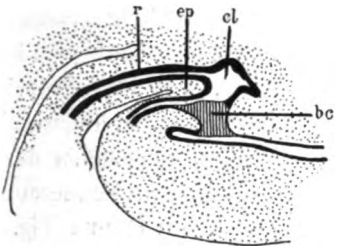
Diese Betrachtungen führen mich zu der Überzeugung, daß die Abtrennung des Enddarmes von seiner ursprünglichen Endkammer das Schlußresultat sehr komplizierter Modellierungsvorgänge in der postumbilicalen Zone des Rumpfes ist, welche ich noch nicht vollständig erkannt habe. Jedenfalls hoffe ich gezeigt zu haben, daß das Wesen des Teilungsvorganges durch die Annahme von »zwei Trennungsfalten« oder einer »frontalen Scheidewand« nicht erschöpft wird. Man muß vielmehr die Formänderung des Urodäums innerhalb der kritischen Embryonalwoche vom 18.—24.^{d} erzählen, wenn man über die Teilung der Kloake wirklich Auskunft geben soll.

Der französische Anatom F. Tourneux (8 a—d) war der einzige, der sich aus dem Banne der seit 70 Jahren herrschenden Schulmeinung befreit hat. Er hat triftige Gründe gegen die Wirksamkeit der lateralen Falten angeführt, nämlich den Umstand, 1) daß keine Verwachsungsnaht gefunden wird, 2) daß der Rand der sog. Dammfalte gar nicht so aussieht, als ob hier eine Verwachsung spiele, 3) daß die Kloake durch einen soliden Epithelpfropf (Bouchon cloacale) verschlossen sei, in den er keine seitlichen Falten einschneiden sah. Freilich kann man den Eindruck gewinnen, als ob Tourneux ähnliche Gedanken wie Disse und Keibel gehegt hat; denn er beschreibt

Digitized by Google

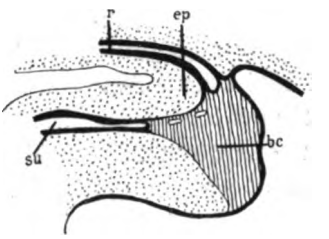
die Mesodermmassen (*ep*), welche zwischen Urodäum und Darm liegen und einen Fortsatz des Cöloms einschließen, als Dammfalte oder éperon périnéal; ja er gibt an, diese Falte senke sich in die Kloakenhöhle und teile sie in zwei Räume. Wenn man jedoch nicht auf den Wortlaut, sondern auf den sachlichen Inhalt seiner Mitteilung Gewicht legt, sowie die zwischen Schaf und *Cavia*

Fig. 28.



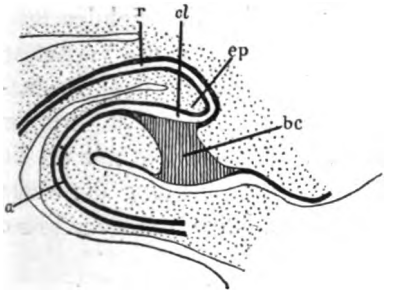
Längsschnitt durch das Rumpfende eines Schafembryos von 7,5 mm Länge. Vergr. 21/1. Nach Tourneux.

Fig. 30.



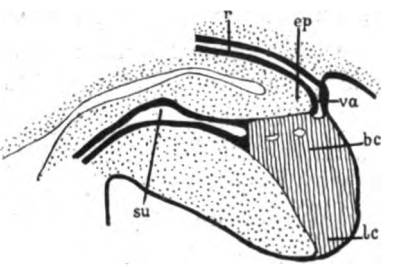
Längsschnitt durch die Afterlippe eines Schafembryos von 14 mm Länge. Vergr. 21/1. Nach Tourneux.

Fig. 29.



Desgl. von 10 mm Länge. Vergr. 21/1. Nach Tourneux.

Fig. 31.



Desgl. von 18 mm Länge. Vergr. 21/1. Nach Tourneux.

Gemeinsame Bezeichnungen.

a Allantois, *bc* Bouchon cloacale = Uralplatte, *cl* Höhle des Urodäums, *ep* Eperon périnéal. *lc* Gipfelende der Uralplatte, Lame cloacale, *r* Rectum, *su* Sinus urogenitalis, *va* Vestibule anale = Analrohr.

bestehenden Unterschiede berücksichtigt, so stehen seine Beobachtungen an Schafembryonen in gutem Einklange mit meinen Erfahrungen. Tourneux fand bei Embryonen von 7,5 mm (Fig. 28) die Kloakenhöhle groß, durch einen dicken Epithelpfropf, Bouchon cloacal, abgeschlossen, den Darmmund weit vom Ectoderm entfernt. Ich halte das Stadium für eine relativ späte Phase in der Geschichte des Urodäums und ungefähr den Verhältnissen bei Meerschweinchenembryonen 21^d—$21^d\,12^h$ vergleichbar. Darum möchte ich die Höhle

Digitized by Google

(*cl*), welche TOURNEUX Kloake nennt, als Caudalkammer auffassen und annehmen, daß deren dorsale Hälfte im Kontrast zu *Cavia* das weite Lumen, wie ich es am 21. Tage (Fig. 22) fand, länger behält, während die ventrale Hälfte der Caudalkammer etwas früher auswächst, um die Uralplatte = Bouchon cloacale zu erzeugen. Der Längsschnitt durch den Schafembryo 10 mm (Fig. 29) darf vorderhand nicht in Betracht gezogen werden. Er scheint etwas schief gelegt und nicht alle Teile der Caudalkammer getroffen zu haben. Jedenfalls bezweifle ich es, ob der Enddarm mit einer einfachen Schleifenkrümmung gegen die Uralplatte herabsteige. Beim Embryo 14 mm (Fig. 30) ist die dorsale Hälfte der Caudalkammer sehr stark reduziert, die Uralplatte (*bc*) hat dreieckigen Umriß gewonnen. Längsschnitte durch *Cavia* von $22^d 12^h$ bieten homologe Bilder, abgesehen davon, daß das Lumen in der Uralplatte besteht und mit dem Enddarm und Sinus urogenitalis kommuniziert. Bei Embryonen von 18 mm (Fig. 31) liegt der Analrohrabschnitt der Caudalkammer (Vestibule anale, *va*) am Ectoderm der Urallippe, genau so wie bei *Cavia* 24^d (Fig. 25). TOURNEUXS Längsschnitte sprechen also direkt gegen das Eindringen einer frontalen Scheidewand in die Kloakenhöhle. Im Zusammenhalt mit meinen Beobachtungen machen sie vielmehr die wichtige Rolle der Caudalkammer wahrscheinlich. Wenn TOURNEUX die Vermutung äußert, das Rectalende sei längs des Hinterrandes des Kloakenpfropfes herabgeglitten, möglicherweise sei auch das Ectoderm der Schwanzwurzel etwas entgegengewachsen, so kann das nur als ein Versuch beurteilt werden, trotz des für die Entscheidung der Frage lückenhaften Materials eine Vorstellung von dem ontogenetischen Verlaufe zu gewinnen.

Man muß neue Untersuchungen am Schafe abwarten, ehe man ein abschließendes Urteil fällt. Ich habe bereits begonnen, das notwendige Material zu sammeln und hoffe die Lücken der jetzigen Darstellung später zu ergänzen.

Zusammenfassung.

1) RATHKES Annahme, daß die Kloakenhöhle durch eine spitzwinklige, zwischen Darm und Allantois liegende Falte und zwei Seitenfalten geteilt wird, war in den Tatsachen nicht begründet.
2) Die Versuche von RETTERER, KEIBEL, DISSE, sie durch positive Beobachtungen zu stützen, sind mißlungen; denn in die

Digitized by Google

enge Kloakenhöhle der Säugetiere wachsen niemals Seitenfalten ein, noch weniger verschmelzen sie zu einer frontalen Scheidewand.

3) Die Bezeichnung »frontale Scheidewand« ist zu verwerfen, weil sie einseitig auf das Aussehen von Längsschnitten gegründet ist und sich irrtümlich auf einen kleinen Teil der Mesodermmasse bezieht, welche zwischen dem Darm und dem Uralsinus liegt.

4) Die Kloake wird gar nicht in der einfach schematischen Weise geteilt, welche RATHKE und seine Schüler vermuteten, sie erleidet vielmehr eine komplizierte Metamorphose. Wesentliche Faktoren der Modellierung sind:

a. Erweiterung, später Verengerung der embryonalen Anlage.

b. Verkümmerung und Schwund einzelner Abschnitte.

c. Reduktion der Caudalkammer und des Schwanzdarmes.

d. Stellungsänderung der ganzen Anlage.

5) Das Urodäum entsteht bei Embryonen von *Cavia cobaya* am 18. Tage post coitum mit der Erweiterung des entodermalen Darmendes zu einem rhombischen, transversal komprimierten Blindsacke, der einer kurzen Strecke des Ectoderms vor der Schwanzwurzel anliegt und einen kleinen Ausläufer, den Schwanzdarm, nach rückwärts sendet.

6) Die unscheinbare Anlage differenziert sich später in folgende Teile: Allantois, Urachus, Harnblase, Sinus urogenitalis, Caudalkammer, Uralplatte, Analrohr.

7) Am Ende des 18. Tages wölben sich die Seitenwände des Urodäums lateral konvex (ausgenommen der hintere über der Kloakenmembran liegende Abschnitt, der in den Schwanzdarm übergeht), während die oroventrale Wand kuppelförmig vorgebuchtet wird. Dadurch gewinnt die ganze Anlage birnförmige Gestalt. Die WOLFFschen Gänge legen sich der Seitenwand des Urodäums nahe der Kloakenmembran an.

8) Der kuppelförmige Abschnitt des Urodäums wächst zu einer länglichen Blase, Sinus urodaei, aus. Die WOLFFschen Gänge werden über die Kloakenmembran emporgehoben. Ihre Mündungen trennen zwei Abschnitte des Urodäums: die hintere seitlich komprimierte Caudalkammer und den vorderen, lateral gewölbten Uralsinus.

9) Während der Sinus urodaei in der Cölomwand gegen den

Digitized by Google

Nabel und darüber hinaus vordringt, erfolgen Veränderungen der Form und des Lumens. An der Zone vor den Wolffschen Gängen schreitet die transversale Erweiterung fort, so daß ein dreiseitiger, pyramidenförmiger Abschnitt, der Sinus urogenitalis, entsteht. Der nabelwärts anschließende Abschnitt des Uralsinus hat rundlichen Querschnitt und verläuft gegen den Nabel abgekrümmt. Die hinter dem Sinus urogenitalis liegende Caudalkammer bleibt von der Erweiterung unberührt, sie vermittelt die Verbindung mit dem Enddarm.

10) Bald äußern sich die Folgen einer Verkleinerung des Lumens. Der erweiterte, zum Nabel ziehende blasige Teil verengt sich zum Urachus. Der Sinus urogenitalis wird dorso-ventral abgeflacht zu einem breitgequetschten Sack. Der Enddarm wird ein enges Epithelrohr. Der Schwanzdarm schwindet nach Verlust des Lumens.

11) Die Caudalkammer verkümmert zum Teil, zum Teil entfaltet sie sich neu. Ihre dorso-caudale Zone zwischen Enddarm und Schwanzdarm schwindet zu einem engen Gang, dem Analrohr. Dagegen wird ihr ventraler Teil in der neu entstehenden Afterlippe ausgezogen als Anlage der Uralplatte. Mit dieser Differenzierung bereitet sich die Caudalkammer auf die Teilung vor.

12) Der Darmmund wird durch allseitige Schrumpfung der Caudalkammer dem Ectoderm genähert. Die Lageänderung der ganzen Anlage spielt dabei eine wichtige Rolle.

Literaturverzeichnis.

1a) J. Disse, Harnorgane im Handbuche der Anatomie des Menschen, herausgeg. von K. v. Bardeleben. Bd. V.

1b) —— Über die Entwicklung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Sitzungsber. der Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. Marburg 1904. S. 45.

1c) —— Untersuchungen über die Umbildung der Kloake und die Entstehung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Anat. Hefte. Heft 82. 1905. S. 481.

2) A. Fleischmann, Morphogenetische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. 1. Fortsetzung. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXII. S. 21.

3a) F. Keibel, Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Archiv für Anat. und Phys. 1888. Anat. Abt. S. 407.

Digitized by Google

3b) F. KEIBEL, Zur Entwicklungsgeschichte der Harnblase. Anat. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891. S. 186.
3c) —— Über die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens nebst einer Bemerkung über die Entstehung des Nierenganges (Ureters) bei Säugern. Anat. Anzeiger. VIII. Jahrg. 1893. S. 545.
3d) —— Über die Entwicklung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. Verhandlungen der anat. Gesellschaft. 9. Vers. 1895. S. 189.
3e) —— Zur Entwicklung des menschlichen Urogenitalapparates. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1896. S. 55.
3f) —— Zur Entwicklung des Urogenitalapparates von Echidna aculeata. Denkschriften der mediz. naturwiss. Gesellschaft. Jena. Bd. VI. 2. Teil. S. 151—228.
4) R. MEYER, Einmündung eines Ureters in eine Uterovaginalcyste des WOLFFschen Ganges mit Erklärung der normalen Entwicklung und der Phylogenese. Zeitschrift für Geburtsh. und Gynäk. Bd. XLIX. Heft 1.
5) G. v. MIHÁLKOVICS, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschrift für Anat. und Histologie. Bd. II. 1885.
6) H. RATHKE, Abhandlungen zur Bildungsweise und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. I. Teil. 1832.
7a) E. RETTERER, Sur le cloisonnement du cloaque et sur la formation du périnée. Compt. rend. Soc. Biol. Paris 1890. p. 3—7.
7b) —— Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des Mammifères. Journ. Anat. et Phys. Tom. 26. 1890.
7c) —— Mode de cloissonnement du cloaque chez le cobaye. Bibliogr. anat. Tom. I. 1893. p. 184—194.
8a) F. TOURNEUX, Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon du mouton. Journ. Anat. et Phys. Tom. 24. 1888.
8b) —— Sur le mode de formation du périnée chez l'embryon de mouton par abaissement d'un repli périnéal unique. Compt. rend. Soc. Biol. Paris 1890. p. 75—77.
8c) —— Sur le mode de cloisonnement du cloaque et sur la formation de la cloison recto-urogénitale, envisagés principalement chez l'embryon du mouton. Bibliogr. anat. Tom II. 1894. p. 99—100.
8d) —— Précis d'embryologie humaine. Paris 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Die Tafel enthält Abbildungen von Rekonstruktionsmodellen, welche nach Querschnittserien durch Embryonen von *Cavia cobaya* im Maßstabe 1 : 106 angefertigt wurden. Die Modelle wurden später — leider nicht in einheitlicher Größe — photographiert. Infolgedessen entsprechen die Abbildungen nur annähernd einer 50fachen Vergrößerung der entodermalen Anlage.

Digitized by Google

Nach meinen Wachsmodellen sind größere Holzmodelle (Vergr. 212/1) hergestellt worden, die im zoolog. Institut Erlangen aufbewahrt werden.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

a Analrohr,
c Caudalkammer,
d Darm,
l Afterlippe,
o orales Ende der Kloakenmembran,
r Ureter,
s Schwanzdarm,
t Darmsattel,
U Urodäum,
u, u_1 Urachus,
ug Sinus urogenitalis,
up Uralplatte,
us Sinus urodaei,
ut Urogenitaltasche,
w Wolffscher Gang.

Fig. 1. Linke Profilansicht der Darmkammer, 17 d 13 h p. c.
Fig. 2. Linke Profilansicht des Urodäums, 18 d p. c.
Fig. 2 *a*. Dorsalansicht des Urodäums, 18 d p. c.
Fig. 3. Linke Profilansicht des Urodäums, 18 d 16 h p. c.
Fig. 3 *a*. Dorsalansicht des Urodäums, 1 d 16 h p. c.
Fig. 3 *b*. Querschnitt des Urodäums, 18 d 16 h p. c.
Fig. 4. Linke Profilansicht des Urodäums, 19 d 9 h p. c.
Fig. 5. Linke Profilansicht des Urodäums, 19 d 19 h p. c.
Fig. 6. Linke Profilansicht des Urodäums, 20 d 9 h p. c.
Fig. 7. Linke Profilansicht des Urodäums, 20 d 9 h p. c.
Fig. 7 *a*. Querschnitt des Urodäums, 20 d 9 h.
Fig. 7 *b*. Dorsalansicht des Urodäums, 20 d 9 h p. c.
Fig. 8. Linke Profilansicht des Urodäums, 21 d p. c.
Fig. 8 *a*. Querschnitt des Urodäums, 21 d p. c.
Fig. 9. Linke Profilansicht des Urodäums, 21 d 12 h p. c.
Fig. 9 *a*. Dorsalansicht des Urodäums, 21 d 12 h p. c.
Fig. 10. Linke Profilansicht des Urodäums, 22 d 12 h p. c.
Fig. 10 *a*. Dorsalansicht des Urodäums, 22 d 12 h p. c.

Tafel III.

Acht ideale Medianschnitte durch den embryonalen Rumpf von *Cavia cobaya*.

Digitized by Google

XI.

Das Analrohr des Schafes.

Von

Dr. J. Schwarztrauber,
K. Stabsveterinär im K. B. 10. Feld-Artillerie-Regiment, Erlangen.

Mit 5 Figuren im Text.

Die Untersuchungen meines Kollegen H. DIMPFL haben den Beweis geliefert, daß der schräg gekrümmte Verbindungsgang zwischen Darm und Uralsinus, den ich vor zwei Jahren nach Präparaten von Schaf- und Schweinsembryonen als Analrohr, Pars analis urodaei beschrieben habe, von uns mit Recht als dorsal gerichteter Ausläufer des Urodäums gedeutet wurde; denn DIMPFL konnte Schritt für Schritt verfolgen, wie sich das Analrohr aus der Caudalkammer, dem hinteren Abschnitte des Urodäums differenziert. Seine Beobachtungen an Meerschweinchen stimmen mit meinen Befunden an Schafembryonen sehr gut überein. Das Analrohr liegt bei Embryonen von *Cavia* $22^d\ 12^h$ in ebenso deutlicher Entfernung vom Ectoderm, wie bei Schafembryonen von 1,4 cm Schstl. und ist dem caudalen Abfalle der neu entstehenden Afterlippe am 24. Tage in derselben Weise angeschmiegt, wie bei Schafembryonen von 1,9 cm Schstl. Diese Homologie bestimmte mich, meine Untersuchungen über das Analrohr fortzusetzen, um das spätere Schicksal des bisher wenig verstandenen Darmabschnittes so weit als möglich aufzuklären und die Frage zu einem gewissen Abschlusse zu bringen.

Vor zwei Jahren hatte ich bloß die verhältnismäßig lange dauernde, morphologische Selbständigkeit des Analrohres festgestellt. Ich fand es bei Embryonen von 1,4 cm Schstl. angelegt, bei Embryonen von 2,6 cm Schstl. von der Uralplatte abgetrennt und bei Embryonen von 3,5 cm Schstl. zerrissen. Während dieser Zeit erleidet

Digitized by Google

aber das Analrohr sonderbare Veränderungen seiner Form und seiner Lage, die ich jetzt besprechen will, nachdem ich 37 Schafembryonen zwischen 1,75 cm bis 4 cm Schstl. untersucht habe.

Ich benutzte dieses Mal nur Querschnittserien, weil bei der Kleinheit des Objektes Längsschnitte für das Studium der Einzelheiten nicht ausreichen. Das Analrohr ist dem Ectoderm des caudalen Lippenabfalles so dicht an- und eingefügt, daß es mir wieder nicht gelang, die Grenze des entodermalen Epithels gegen das Ectoderm zu erkennen.

Wenn das Analrohr einmal an das Ectoderm gekommen ist (Embryonen von 1,9 cm Schstl.), entfaltet es ein ziemlich starkes Wachstum, d. h. es wird entsprechend der Vergrößerung der Afterlippe und ganz besonders während der Abgliederung des Afterdammfeldes in die Länge ausgezogen. Messungen liefern dafür den besten Beweis. Bei Embryonen von 1,75—2,0 cm Schstl. ist das Analrohr 135 μ lang, bei Embryonen von 2,0—2,5 cm steigt seine Länge von 135 μ auf 200 μ, und bei Embryonen von 2,5—3,0 cm Schstl. von 200 μ auf 300 μ[1].

Mit dem Längenwachstum des Analrohres geht eine Vergrößerung des Lumens einher. Die beistehenden Querschnittsfolgen (Fig. 1, 2, 3), welche so geordnet sind, daß der Schnitt *a* jeweils das caudale Ende, der Schnitt *g* bzw. *o* das apicale Ende des Analrohres an der Uralplatte trifft, bezeugen den Vorgang ganz evident. Die distale Wand des Analrohres ist schon bei kleinen Embryonen (Fig. 1) über das Niveau des Ectoderms vorgewölbt. Die Stärke der Krümmung steigert sich allmählich, zugleich mit der Zunahme des transversalen Durchmessers (Fig. 2) und erreicht in einzelnen Fällen (Fig. 3) einen auffallend starken Grad. Doch muß das nicht immer eintreten; denn mehrmals traf ich das Analrohr ganz flach gequetscht wie in Fig. 4.

Im allgemeinen kann man es als Regel ansehen, daß die Erweiterung des Analrohres aufhört, wenn die Schafembryonen die Nackensteißlänge von 2,6—2,8 cm erreicht haben. Dann setzt eine

[1] Die Maßangaben sind durch Zählung der Schnitte und Multiplikation mit der Schnittdicke gewonnen. Ich verhehle mir nicht, daß sie nicht vollkommen exakt sind, weil man im speziellen Falle oft unentschieden bleibt, an welchem Schnitte die hintere (dorsale) Grenze des Analrohres zu suchen ist. Um nun die Längenmaße auf einen relativ festen Punkt zu beziehen, habe ich denjenigen Querschnitt, auf welchem das Analrohr deutlich dem Ectoderm des Afterdammfeldes anliegt, als hintere Grenze betrachtet. Die Willkürlichkeit meiner Annahme wird, wie ich glaube, dadurch kompensiert, daß der Fehler für alle Embryonen in der gleichen Weise gemacht wurde.

Digitized by Google

Fig. 1.

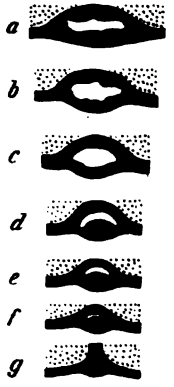
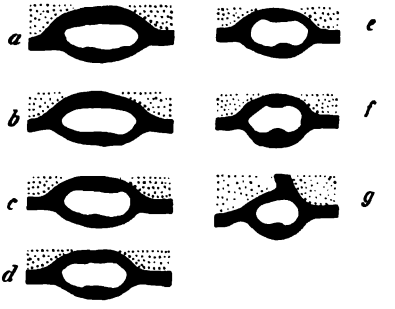
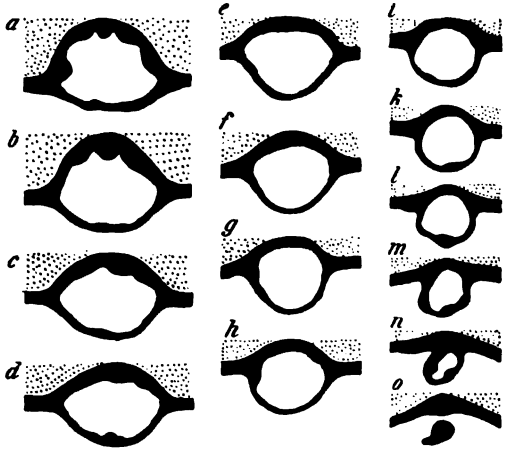


Fig. 2.



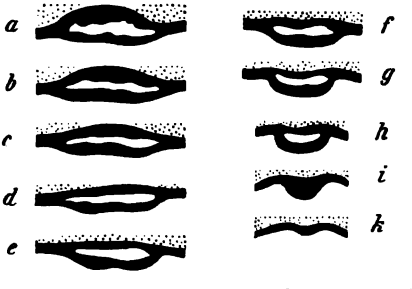
Sieben aufeinander folgende Querschnitte (20 μ dick) durch das Analrohr eines Schafembryos, 2,15 cm (Fig. 1) und 2,6 cm (Fig. 2). Vergr. 35/1.

Fig. 3.



Vierzehn Querschnitte (20 μ dick) durch das Analrohr eines Schafembryos, 2,7 cm. Vergr. 35/1.

Fig. 4.

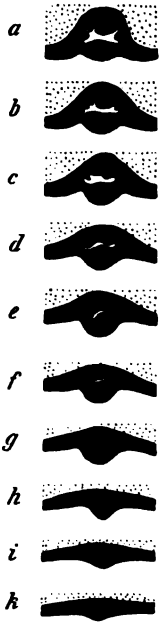


Zehn Querschnitte (25 μ dick) durch das Analrohr eines Schafembryos, 2,8 cm. Vergr. 35/1.

Digitized by Google

allseitige Verengerung des Lumens ein, stark und am meisten auffallend im apicalen Ende nahe der Uralplatte, wo von vornherein eine enge Lichtung bestand, aber auch gegen die Rectalgrenze wirksam (Fig. 5). Da der apicale Teil bei Embryonen von 2,6—3,4 cm Nstl. auf eine kleine Lichtung zurücksinkt, während der dorsale Abschnitt des Analrohres ein zwar niedriges, aber breit gequetschtes Lumen aufweist, konnte ich früher das Analrohr einer flachgedrückten, über die Lippenfläche wenig vorragenden Entodermblase vergleichen, die an Längsschnitten in Form einer breiten Stempelplatte caudal wie apical über das Ende des eigentlichen Rectums vorspringt und ihren engen apicalen Fortsatz verkürzt. Die distale Wand des Analrohres wird mit der Abnahme der Lichtung verdickt und entspricht nun dem Begriffe der Aftermembran andrer Autoren.

Fig. 5.



Zehn Schnitte (von 20 μ Dicke) durch das Analrohr und den Damm eines männlichen Schafembryos, 3,4 cm. Vergr. 35/1.

Die Einengung des Analrohrlumens beginnt ungefähr gleichzeitig mit der Abtrennung der Uralplatte. Bloß so lange die beiden Derivate der urodäalen Caudalkammer zusammenhängen, offenbart das Analrohr eigne Wachstumsenergie. Mit der endgültigen Teilung ist seine Verlängerung auch abgeschnitten und seine sagittale Ausdehnung sinkt auf 200 μ, sogar 120 μ bei männlichen Embryonen (2,9—3,4 cm Nstl.) herab.

Die geschlechtlichen Unterschiede machen sich jetzt auch in dieser Gegend geltend; denn das Wachstum des Dammes äußert sich in ganz überraschendem Maße. Während ich bei weiblichen Embryonen folgende Phasen der Dammlänge beobachtete:

190 μ	bei	einem	Embryo	von	2,6	cm	Nstl.
220	-	-	-	-	-	2,65	-	-
310	-	-	-	-	-	2,7	-	-
310	-	-	-	-	-	2,8	-	-
350	-	-	-	-	-	3,0	-	-
340	-	-	-	-	-	3,4	-	-

Digitized by Google

fand ich bei männlichen Embryonen viel größere Zahlen:

440 μ	bei	einem	Embryo	von	2,6	cm	Nstl.
540	-	-	-	-	2,75	-	-
600	-	-	-	-	3,0	-	-
975	-	-	-	-	3,1	-	-
1320	-	-	-	-	3,4	-	-

Die Zunahme des Dammes überflügelt rasch das Analrohr und läßt es an Bedeutung immer mehr in den Hintergrund treten. In der Größengruppe der Embryonen 1,75—2,5 cm Nstl. sind Dammlänge und Länge des Analrohres identische Zahlen, nämlich:

135 μ	bei	Embryonen	1,75—2	cm	
140	-	-	2,15	-	
160	-	-	2,20	-	
200	-	-	2,4—2,5	-	

Von da ab beginnt der sexuelle Kontrast. Bei männlichen Embryonen fand ich folgende Maße:

Analrohr:	Dammlänge:				
200 μ	440 μ	beim	Embryo	2,6	cm
340 -	540 -	-	-	2,75	-
250 -	500 -	-	-	2,8	-
250 -	975 -	-	-	3,1	-
200 -	1320 -	-	-	3,4	-
120 -	480 -	-	-	2,9	-
120 -	600 -	-	-	3,0	-

Bei weiblichen Embryonen ist die Differenz weniger bedeutend, ich fand

das Analrohr:	die Dammlänge:				
190 μ	190 μ	beim	Embryo	2,6	cm
220 -	220 -	-	-	2,65	-
285 -	315 -	-	-	2,7	-
285 -	310 -	-	-	2,8	-
320 -	350 -	-	-	3,0	-
300 -	340 -	-	-	3,2	-

Diese Zahlen beweisen, daß man bei sehr kleinen Embryonen von etwa 2,6—2,7 cm die Diagnose des Geschlechtes sicher nach dem Verhältnisse der Damm- und Analrohrlänge stellen kann, was ich übrigens in meiner früheren Mitteilung (5, S. 48) schon angegeben und durch Längsschnitte belegt habe. Bei den weiblichen Embryonen 2,6—3,2 cm Nstl. ist das Analrohr ungefähr ebenso lang wie der

Digitized by Google

Damm, weil derselbe eine geringe Wachstumsintensität besitzt; bei männlichen Embryonen dagegen wird es unscheinbar, weil der Damm rasch in die Länge wächst.

Nachwort von A. Fleischmann.

Diese Beobachtungen bestärken mich von neuem in der Ansicht, daß der Damm nicht durch Verwachsung seitlicher Dammfalten entsteht. Ich meine sogar, er braucht gar nicht gebildet zu werden; er ist eigentlich von dem Zeitpunkte an, wo das Analrohr dem caudalen Lippenabfalle angeschmiegt wird, ja sogar schon früher vorhanden und das Längenwachstum des Analrohrs bedeutet zugleich das Wachstum des Dammes selbst. Denn unzweifelhaft liegen Enddarm und Sinus urogenitalis bei Schafembryonen von 1,9 cm Nstl. dorsoventral übereinander. Ihre entodermalen Epithelanlagen sind durch Mesodermmassen, in welche das hintere Cölomende einragt, geschieden. Man kann also sagen, daß ein mesodermales Septum urorectale besteht und an die rechte und linke Ectodermflanke der Afterlippe grenzt. Nur in der Medianebene reicht es nicht an den caudalen Lippenabfall, weil hier das Analrohr, das Verbindungsstück des Rectums und des Sinus urogenitalis hinzieht. Ich trage kein Bedenken, den Abschnitt der Afterlippe, dem das Analrohr anliegt, als Damm anzusehen; denn wenn man das Analrohr von der Uralplatte getrennt und verkürzt denkt, sind alle Merkmale des Dammes gegeben. In der Embryonalperiode von 1,9—2,6 cm Nstl. sind das Dammmesoderm und das Analrohr coexistierende, morphologische Elemente, welche dasselbe Schicksal, nämlich das sagittale Längenwachstum teilen. Von 2,6 cm Nstl. ab gehen aber ihre Wege auseinander. Indem das Analrohr von der Uralplatte gelöst, verengt und verkümmert wird, gelangen die Mesodermzellen des Septum urorectale auch median an das Ectoderm und der Damm hat seine bleibende Struktur gewonnen. Ältere und jüngere Schafembryonen unterscheiden sich also nicht durch den Mangel, sondern bloß durch die Beschaffenheit des Dammes. Bis zur Nackensteißlänge von 3 cm ist ihm das Analrohr median eingebettet, nachher wird dasselbe durch allseitige Verkümmerung entfernt.

Wenn man die von Dimpfl (1, S. 33, 35) beschriebenen Entwicklungsstadien von *Cavia* $21^{d}\,12^{h}$ und $22^{d}\,12^{h}$ berücksichtigt, kann man sogar behaupten, der Damm ist in noch früherer Zeit markiert durch die Mesodermmassen am Darmsattel, welche Keibel und Disse »frontale Scheidewand« genannt haben. Er liegt in dieser Periode bloß

Digitized by Google

weiter vom Ectoderm entfernt, weil die entodermale Caudalkammer zwischen beide eingeschaltet ist. Mit der Verkümmerung ihres dorsalen Abschnittes und der Umformung zum Analrohre aber kommen die Mesodermmassen dem Ectoderm näher.

Meine Betrachtungen sind, wie man jetzt deutlich sieht, der Ansicht von TOURNEUX (6 und 6a) verwandt, welcher die sogenannte »frontale Scheidewand« vor 18 Jahren schon als »Perinealsporn«, Éperon périnéal bezeichnete und beschrieb, daß bei Schafembryonen von 18—25 mm Nstl. die Verdickung des unteren Randes des Perinealmesoderms die Trennung des Rectums und der Uralplatte (Bouchon cloacale) herbeiführt. Nur insofern trenne ich mich von TOURNEUX, als ich mit DIMPFL die Ursache der Teilung der Caudalkammer nicht ausschließlich in dem Herabsteigen des Perinealspornes sehe; ich glaube vielmehr, es finden gleichzeitig zwei correlative Veränderungen statt, nämlich: 1) die Annäherung des Analrohres und des Dammseptums an das Ectoderm des caudalen Lippenabfalles, 2) die Verengerung und Verkürzung des Analrohres, welche die Beseitigung des entodermalen Verbindungsstückes zwischen Darm und Urogenitalsinus aus dem mesodermalen Dammgewebe zeitigt. Vorderhand gewährt uns das Studium der Schnittserien keinen Anhalt für den Entscheid, ob lebhaftes Wachstum der Dammmesodermzellen den primären Anstoß für die Verkümmerung des Analrohres, oder ob letztere den Anreiz der Mesodermwucherung geben.

Jedenfalls ist durch die Beobachtungen von TOURNEUX, DIMPFL und mir bewiesen, daß RATHKE durchaus unrecht hatte, als er behauptete, der Damm werde durch Verwachsung der »äußeren Seitenfalten« gebildet. Obwohl RETTERER und REICHEL seine Ansicht später vertreten haben, kann ihre Parteinahme nichts gegen unsre Darstellung beweisen, da ich kürzlich in der historisch-kritischen Erörterung der ganzen Frage (2, S. 70—83) gezeigt habe, daß positive Tatsachen weder für die Existenz und Verschmelzung der Replis ano-genitaux (RETTERER) noch der Dammfurche (REICHEL) aufgefunden wurden. Dennoch ist die Sympathie für RATHKES Lehre sehr groß. Im vorigen Jahre erst hat Fr. HERZOG (3, S. 718) der Ansicht REICHELS beigepflichtet, daß der Damm durch Verwachsung der Wände der Dammfurche, d. h. ectodermbedeckter Gewebe entstehe. Ihn hat aber wieder nicht direkte Beobachtung, sondern theoretische Überlegung dazu bestimmt. Er bestreitet die Darstellung von TOURNEUX, daß der Damm durch Herabwachsen des Éperon périnéal entstehe, einfach aus dem Grunde, weil man sonst »annehmen müsse,

Digitized by Google

die Hautstrecke am Damm sei entodermalen Ursprungs; das wäre aber ein ganz beispielloses Verhalten, da die Oberhaut überall nachweisbar dem Ectoderm entstammt«. Einen Beweis zu REICHELS Gunsten biete der Umstand, daß nicht nur der Damm, sondern auch die Portio analis des Rectums ein Epithel aufweist, das ganz den Typus des ectodermalen mehrschichtigen Epithels zeigt.

Die Entwicklung der Portio analis stellt sich HERZOG (2, S. 719) folgendermaßen vor: »Zur Zeit der Eröffnung des Mastdarmes erfolgt eine Wucherung der den After umgebenden Gewebe, zunächst nicht gleichmäßig, sondern mehr hinter dem After, so daß hier besondere Hügelchen, die Analhöcker REICHELS, entstehen. Bald aber greift die Wucherung auch auf die beiden Seiten des Afters über, wodurch hier ebenfalls Erhebungen zustande kommen, die mit den Analhöckern zusammenfließen. Hierdurch müssen diese als selbständige Bildungen verschwinden und muß sich um den After herum eine wallartige Erhebung bilden, die am Damm am niedrigsten ist (beobachtet an einem menschlichen Embryo von 31 mm Rumpflänge). Infolge dieser Wallbildung und ebenso durch die Entwicklung des Dammes kommt die Mastdarmöffnung allmählich tiefer zu liegen. Diese Öffnung entspricht jedoch keineswegs dem endgültigen After; denn die sie begrenzenden Teile, nämlich der hintere Abschnitt des primären Dammes und die Innenfläche jener wallförmigen Erhebung tragen in der Folge zur Bildung des Mastdarmes bei. Sie bilden die Portio analis recti, deren Epithel schon beim Embryo von 31 mm Rumpflänge mit dem Epithel des Integuments übereinstimmt.«

Diese Darstellung folgt anscheinend dem Vorgange KEIBELS (4, S. 135), der 1896 hervorhob: »Das ectodermale Endstück des Darmes entsteht dadurch, daß zunächst hinter dem After, zwischen ihm und der Schwanzwurzel, der postanale Wulst entsteht. Später greift dann die Mesodermwucherung auch auf die Seiten des Afters über und aus der Tiefe aufwärts vereinigen sich diese Mesodermanlagen über dem primitiven Damm. Während so der definitive Damm sich bildet, entsteht infolge der gleichen Entwicklungsvorgänge die ectodermale Aftergrube[1].«

Nach meiner Erfahrung ist der Einwand, den HERZOG gegen TOURNEUX' Bericht erhebt, hinfällig, weil die Verkümmerung des Analrohres die Entodermzellen in der Dammgegend beseitigt. Es sind höchstens noch genauere histologische Studien erwünscht, welche

[1] Die genauere Schilderung dieser Verhältnisse ist in KEIBELS Abhandlung S. 126, 129, 130, 133 zu vergleichen.

Digitized by Google

die Entfernung der entodermalen, in das Ectoderm der Afterlippe eingekeilten Elemente im Detail erhellen.

Auch die Bildung des Dammes und Afters stellt sich nach meinen und DIMPFLS Beobachtungen viel einfacher heraus, wie ich kurz im Zusammenhang wiederholen will. Bei kleinen Meerschweinchenembryonen (ich zweifle nicht, daß es sich auch bei Schafembryonen ebenso verhält) liegt die Caudalkammer des Urodäums im Dammmesoderm. Sie differenziert sich in die Uralplatte und das Analrohr, welches dem caudalen Abfalle der Afterlippe genähert wird. Das Dammmesoderm nimmt an Masse zu und das Analrohr wächst sagittal in die Länge. Wenn hernach das Analrohr von der Uralplatte getrennt wird und verkümmert, wird die Dammgegend frei von entodermalen Anlagen. Das verkürzte Analrohr hängt dann nur noch mit dem Rectum zusammen, gleich einer blind geschlossenen Vorkammer desselben (Vestibule anale). Der After entsteht, indem die verdickte distale Wand des Analrohres (= Aftermembran) an der apicalen Spitze einreißt. Doch dauert die Eröffnung des Afters einige Zeit, weil die distale Wand als Afterdeckel bestehen bleibt. Die proximale Hälfte des Analrohres liefert das Epithel der Pars analis recti, dasselbe ist also entodermaler, nicht ectodermaler Herkunft.

Meine Auffassung stützt sich freilich nur auf Präparate von Säugerembryonen und ich habe kein Recht, die Angaben derjenigen Forscher, welche menschliche Embryonen studiert haben, ohne weiteres zu verwerfen. Doch möchte ich den Wunsch aussprechen, es sollen neue Untersuchungen bald unternommen werden; denn es ist recht unwahrscheinlich, daß die Entwicklung des Dammes und Afters beim Menschen einem andern Gesetze folgen sollte, zumal im hiesigen zoologischen Institute meine Schüler K. GRUBER und J. DÜRBECK von *Cavia cobaya*, *Felis domestica* und *Sus domesticus* durchaus bestätigende Präparate erhalten haben. Die Längsschnitte durch den menschlichen Embryo *Ob*, 15,8 mm Nl. der HISSchen Sammlung, welche KEIBEL (4, S. 88, Fig. 63—66) abdruckt, scheinen übrigens dafür zu sprechen, daß hier ein Analrohr besteht. Ferner stimmen KEIBELS Modelle der Kloake des menschlichen Embryos Hs. Bul. 1. 11,5 mm (4. Taf. III Fig. 6) und des Embryos 42 von *Echidna* (4 a Taf. 32 Fig. 9 *a* und *b*) durchaus mit unsern Befunden bei *Cavia* und *Ovis* überein, so daß man vermuten darf, die darauffolgenden Ereignisse würden nach dem von mir erkannten Typus verlaufen.

Digitized by Google

Literaturverzeichnis.

1) H. Dimpfl, Die Teilung der Kloake von Cavia cobaya. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXV. 1905. S. 17.

2) A. Fleischmann, Historisch-kritische Betrachtungen in Morph. Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXII. S. 58.

3) F. Herzog, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Histologie der männlichen Harnröhre. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXIII. 1904. S. 710.

4) F. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abt. 1896. S. 55.

4 a) —— Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata. Denkschr. med.-nat. Gesellsch. Jena. Bd. VI. 2. T. S. 151.

5) J. Schwarztrauber, Kloake und Phallus des Schafes und des Schweines. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXII. S. 23.

6) F. Tourneux, Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon du mouton. Journ. Anat. et Phys. Tom. 24. 1888.

6 a) —— Precis d'embryologie humaine. Paris 1898. p. 252, 256, 271.

Digitized by Google

Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung.

Von

Georg Ruge,
Direktor der anatomischen Anstalt in Zürich.

Mit 58 Figuren im Text.

IV. Die Leber der Ostaffen (Simiae catarrhinae).

A. Leber der Cercopithecidae.

Die für diese Untersuchung verwendeten Tiere gehören zur Unterfamilie der Cercopithecinae. Es kommen die Organe der folgenden Formen zur Besprechung:

a) *Cercopithecus*: *C. cephus*, *petaurista*, *nictitans*, *cynosurus*, *sabaeus*, *patas*, *talapoin.*

b) *Macacus*: *M. nemestrinus*, *M. sinicus*, *M. cynomolgus.*

c) *Papio*: *P. maimon*, *P. babuin*, *P. sphinx*, *P. anubis.*

Angaben über die Leber der Cercopitheciden finden sich in der Literatur nur spärlich. Sie berücksichtigen ausschließlich die allergröbsten Verhältnisse, so daß sie für unsre Betrachtungsweise nur selten nutzbringend sind.

Die Zahl der untersuchten Tiere ist eine ansehnliche. Zur bildlichen Darstellung sind die Objekte bei Formen wie *Macacus cynomolgus* und *Papio maimon* unter vielen ausgelesen worden.

Die Leber der Cercopithecidae ist in ihrer äußerlichen Gestaltung einförmig. Es herrscht eine so große Übereinstimmung an den Organen der verschiedenen Unterfamilien vor, daß es in der Regel nicht leicht ist, mit einiger Sicherheit anzugeben, welchem Tiere ein

Digitized by Google

gerade vorliegendes Organ zugesprochen werden müsse. *Cercopithecus cephus* und *C. talapoin* dürften jedoch eine Ausnahme von dieser Regel machen. In dieser Einförmigkeit drückt sich die nähere Verwandtschaftlichkeit aller Cercopithecidae untereinander aus. Die Leber derselben hat ihr bestimmtes Gepräge. Sie unterscheidet sich dadurch einerseits von dem Organe der Halbaffen und demjenigen der Westaffen, weicht anderseits erheblich von der Leber der Anthropomorphen ab. Die Cercopitheciden-Leber schließt sich in ihren Formerscheinungen vielleicht am engsten an das Organ von *Ateles* an. Diese Übereinstimmung ergibt sich in Hinsicht auf verschiedene Umgestaltungen. Die Leber sämtlicher Vertreter der anthropomorphen Affen hat einen eignen Charakter erhalten. Die an ihr wahrnehmbaren Ausbildungen haben ihren Ausgangspunkt von einer Grundform genommen, welche die Cercopitheciden-Leber vergegenwärtigt. Der engere Anschluß der Anthropoiden ist bezüglich der Leberform bei den Hundsaffen zu suchen, insofern alle Eigenartigkeiten am Organ der ersteren direkt von der bei den letzteren herrschenden Grundform hergeleitet werden können. Die Kluft, welche auch hier zwischen den Cercopitheciden und den Anthropoiden besteht, ist keineswegs unüberbrückt. Die Leber von *Anthropopithecus Gorilla* stellt eine Zwischenform dar, welche Zweifel an der engsten Beziehung zwischen niederen und höheren Primaten auch auf unserm Gebiete zerstreut. Die *Gorilla*-Leber gewinnt durch die, wie es scheint, stets auftretenden ursprünglichen Eigenschaften ein ganz besonderes Interesse. Der *Gorilla* nimmt unter den Anthropomorphen hinsichtlich des Baues der Leber die unterste Rangstufe ein.

Auf Grund der Struktur der weichen, leicht veränderungsfähigen Leber kann für die Hundsaffen die Stellung innerhalb der Primatenreihe genau angegeben werden. Die Cercopitheciden-Leber hat eine Entwicklung genommen, welche aufwärts weist, wodurch der Anschluß an höhere Lebewesen unverkennbar ist.

Individuelle Schwankungen werden an der Leber aller untersuchten Abteilungen wahrgenommen. Sie sind gemäß der einheitlichen Grundform des Organs verhältnismäßig beschränkt, groß vermöge der leichten Veränderungsfähigkeit der weichen Leber und des Anpassungsvermögens an die benachbarten Organe; sie lassen sich wie die Schwankungen an andern Organen in zwei Gruppen teilen. Die eine Gruppe der individuellen Varietäten umfaßt Zustände, welche des sicheren Anschlusses nach rückwärts oder nach

Digitized by Google

vorwärts, soweit es sich übersehen läßt, entbehren. In die andre Gruppe gehören diejenigen schwankenden Befunde, welche an den bei den Primaten stärker sich verändernden Abschnitten der Leber auftreten. Diese weisen entweder als primitive Erscheinungen auf normalerweise bereits verlassene Einrichtungen hin, oder sie lassen ein größeres Maß der Umgestaltung, als es für den betreffenden Teil die Regel ist, erkennen. Wir können zuweilen genauer bestimmen, ob ein Befund auf atavistischer Basis beruhe, oder ob er ein progressives Verhalten zeige. Den Maßstab für die jeweilige Beurteilung liefert naturgemäß der Vergleich des Baues der Cercopitheciden-Leber mit demjenigen der Prosimier, Platyrrhinen und der Anthropoiden.

Äußere Form des ganzen Organs.

Die Flächen der Leber tragen Abdrücke der Nachbarorgane. Wir unterscheiden Flächen, welchen Wandungsteile der Bauchhöhle angelagert sind, von denjenigen, welche durch Anlagerung von Bauchorganen Abdrücke erhalten. Die den Wandungen der Bauchhöhle zugekehrten Flächen sind: 1) eine dorsale, 2) eine obere, in die Kuppel des Zwerchfells eingelassene, 3) eine ventrale, 4) eine rechte laterale und 5) eine linke laterale. Diese Flächen gehen ineinander über. Die den Baucheingeweiden zugekehrte, untere hintere oder Intestinalfläche empfängt durch rechte Niere und rechte Nebenniere, Magen, Duodenum, Colon und zuweilen Dünndarmschlingen sowie Milz Abdrücke. Das große Netz legt sich der Leber, wenn der Magen deren Vorderrand nicht erreicht, in größerer Ausdehnung auch links an. Das an die Leber vor dem Magen sich herandrängende Colon bleibt durch das große Netz von der Intestinalfläche abgeschlossen (*Cercopithecus talapoin*). Ein vorderer und zwei seitliche scharfe Ränder, sowie ein dorsaler unterer Rand grenzen die beiden Flächenarten voneinander ab.

Unter den der Bauchhöhlenwandung zugekehrten Flächen gewinnt die Dorsalfläche dadurch eine besondere Bedeutung, daß der Abdominalteil der Speiseröhre und die Cardia sich in sie einlagerten. Außerdem schließt sich an die Impressio oesophagea ein senkrechter Eindruck derjenigen Verlaufsstrecke der Aorta descendens thoracalis an, welche zwischen Wirbelsäule und Pars lumbalis des Zwerchfells sich befindet. Dieser Sulcus aorticus zieht senkrecht über den Dorsallappen hinab. Er ist auf den Abbildungen oft im Anschlusse an die Impr. oesophagea erkennbar.

Die an der Intestinalfläche ihre Abdrücke hinterlassenden

Digitized by Google

Organe sind als solche zu unterscheiden, welche diese Eigenschaft regelmäßig und als solche, welche sie in wechselvoller Weise besitzen. Zu der ersten Gruppe gehört die rechts von der Vena cava inferior lagernde, rechte Nebenniere, die den Caudal- und rechten Seitenlappen berührende rechte Niere, der Magen, das an der Vorderwand der Basis des Caudallappens eingelagerte Duodenum und der rechte Abschnitt des Colon transversum (Flexura coli dextra) (*Papio anubis*). Dieser Colonteil ist dem Duodenum fest angelagert und erlangt dadurch meistens eine Lagerungsstätte an der Vorderfläche des spitzen Abschnitts des Caudallappens, vor dessen Basis das Duodenum sich befindet. Die Intestinalfläche vor der Impr. renalis und dem Caudallappen dient dem Colon zur Anlagerung. Diese Lagebeziehung zwischen Colon und Leber ist von der Verwachsung des Colon mit dem Duodenum in gewissem Sinne abhängig. — Zu der Gruppe von Eingeweiden, welche nur bedingterweise die Leber berühren, sind die Schlingen des Dünndarmes zu nennen, das Colon transversum und die Flexura coli sinistra. Das Colon kann die Intestinalfläche bis zum Lebervorderrande in der ganzen Breite der Leber erreichen (*Cerc. patas*, *Cerc. talapoin*). Dieser Zustand setzt auf der linken Hälfte ein Zurückdrängen des Magens vom Vorderrande der Leber voraus. Der verschiedene Füllungszustand des Magens mag die Ursache für einen gewissen Wechsel der Zustände sein und zugleich die mit dem Magen eng verbundene Milz der Leber benachbart oder weiter entfernt von ihr erscheinen lassen. Die individuellen Schwankungen können eine bestimmte Grenze nicht überschreiten.

Die Gesetzmäßigkeit in der Lage der Abschnitte des Darmkanals zur Leber ist durch drei wichtige Momente zustande gekommen: 1) durch den Eintritt des Vorderdarmes in die Bauchhöhle an der genau fixierten Stelle des Zwerchfells, 2) durch die engsten Beziehungen der Leber zum Duodenum, 3) durch die streng normierte Ausbildung und Lage des Colon sowie durch die Stellung der Dünndarmschlingen zu ihm. Auf diese Verhältnisse kann nicht näher eingegangen werden.

Digitized by Google

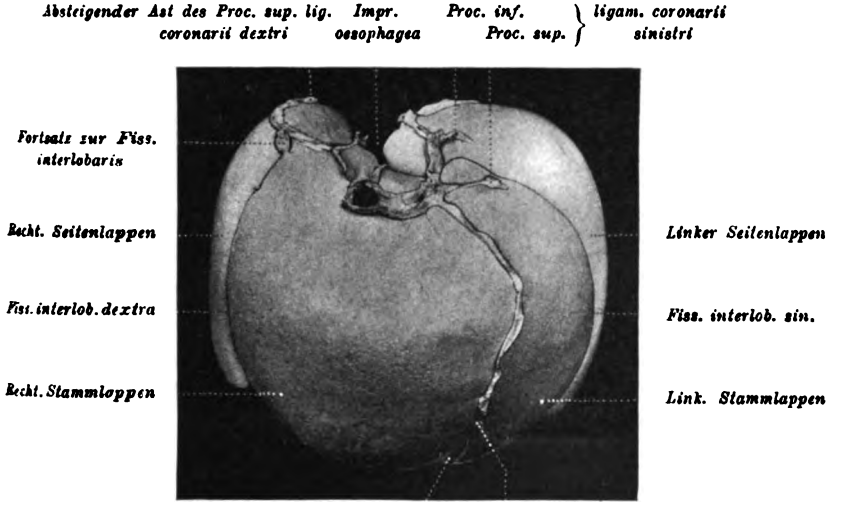
1. Flächen und Kanten der Leber.

a. Die den Wandungen der Bauchhöhle anlagernden Flächen.

Cercopithecus cephus (Fig. 1—4).

1) Die obere dorsale Fläche der Leber ist nur wenig gewölbt, nach beiden Seiten sowie nach vorn weit ausgedehnt. Die Seitenflächen und die aus ihnen hervorgehende Vorderfläche sind senkrecht gegen die in die Zwerchfellkuppel eingelassene obere Fläche gestellt. Der Übergang erfolgt jäh und ist demgemäß durch eine stark gekrümmte Strecke vermittelt. Die Umrisse der oberen Fläche ent-

Fig. 1.



Leber von *Cercopithecus cephus* von oben, senkrecht zur Achse der Vena cava inf. aufgenommen. 3/4.

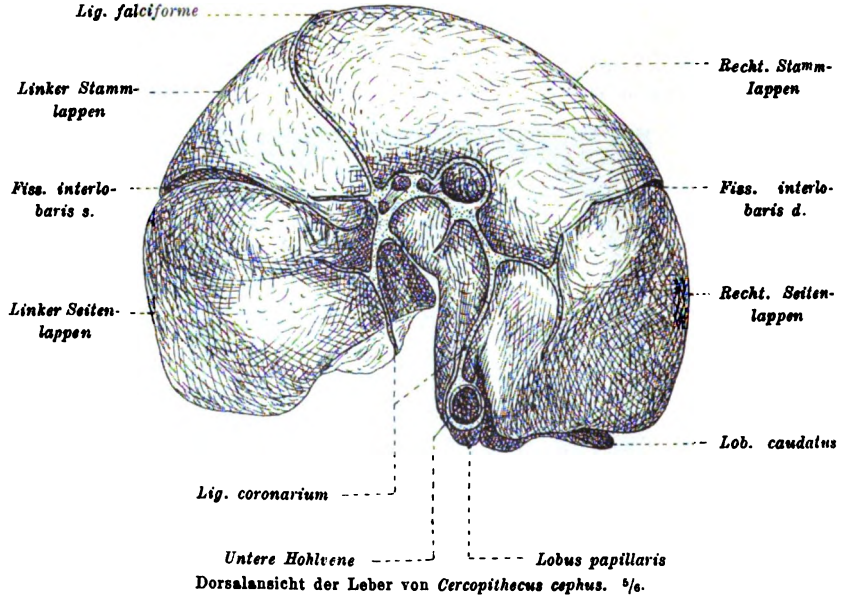
sprechen einem Kreisabschnitte, welcher jedoch am Übergange in die Dorsalfläche unterbrochen ist.

Der Stammlappen hat den Hauptanteil an der oberen Fläche. Der linke Seitenlappen stellt deren immerhin ansehnlichen linken Dorsalabschnitt dar. Der rechte Seitenlappen fällt mit einem schmalen Streifen in das Grenzgebiet zwischen oberer und rechter lateraler Fläche. Die obere Fläche mißt in querer Richtung etwa 7 cm, in dorso-ventraler Ausdehnung median etwa 4 cm. Das Verhältnis beider Maße zueinander beträgt also 1,75 : 1.

Digitized by Google

Die Dorsalfläche ist in querer Richtung gehöhlt, am stärksten an der Impressio oesophagea. Ein auf den linken Seitenlappen entfallender rein dorsaler Abschnitt besteht als scharfer Rand sowie als senkrechte linke Wandfläche der Impressio oesophagea. Zwischen dem Dorsalrande und der eigentlichen oberen Fläche liegt eine gegen letztere im Winkel von etwa 140 Graden abgeknickte Fläche von etwa 1,5 cm Ausdehnung in sagittaler Richtung. Diese schiefgestellte Fläche entspricht der bei den Halbaffen senkrecht gestellten Dorsalfläche des linken Seitenlappens. Sie hat hier ihre ursprüngliche dorsale Stellung mit einer mehr horizontalen gewechselt. Durch diese

Fig. 2.



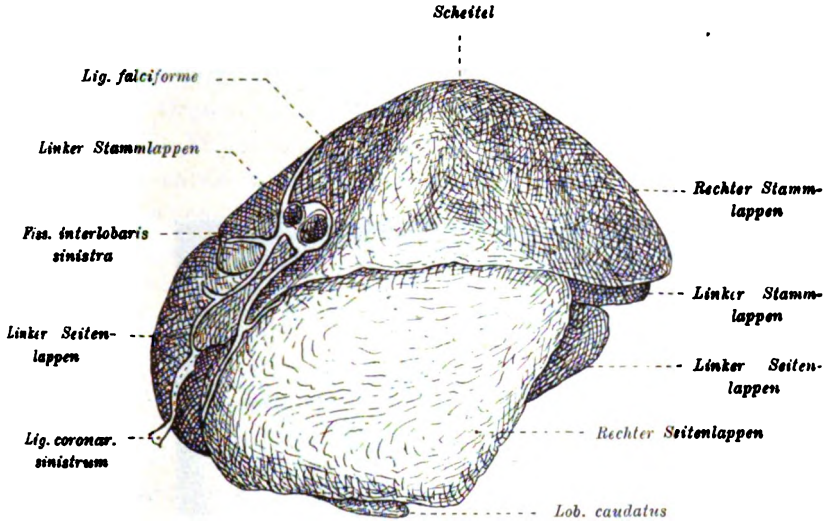
Dorsalansicht der Leber von *Cercopithecus cephus*. $^5/_6$.

Änderung der Stellung ist der Weg eingeschlagen, auf welchem die Dorsalfläche des linken Seitenlappens allmählich in die obere Fläche völlig aufgenommen wird. Das ist hier noch nicht, wohl aber am Organe des folgenden Tieres erreicht. Der Abschnitt, welcher dem Lobus venae cavae zugehört, fällt senkrecht ab; er ist ausgedehnt. Der dem rechten Seitenlappen zugehörige Teil ist schräg gegen die obere Fläche gerichtet. Die steil, etwa rechtwinklig abfallende seitliche-vordere Wand gleicht dem Abschnitte einer Zylinderoberfläche. Ihre Höhe beträgt rechts 4, ventral 4,5 und links 5 cm. Das Verhältnis der Höhe der Vorderfläche zum medianen dorso-ventralen

Digitized by Google

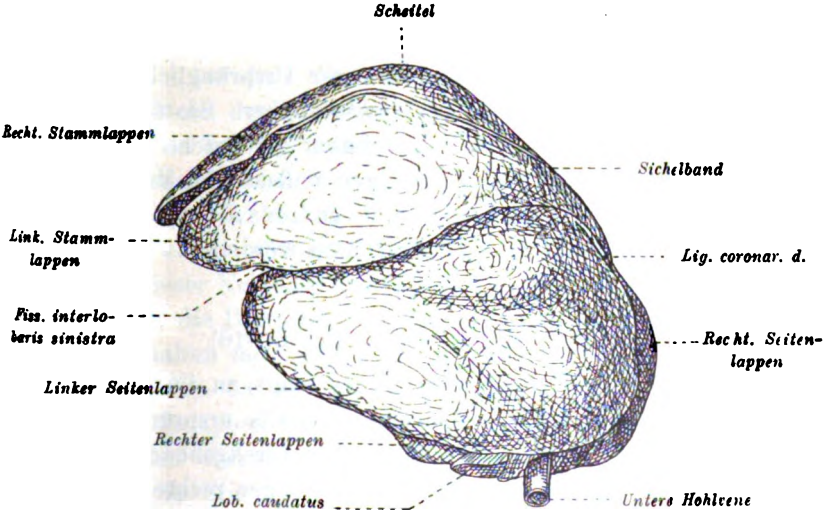
Durchmesser beträgt 1,12 : 1. Die Ränder aller Lappen ragen ungefähr gleich weit herab. Dieses Gleichmaß wird nur an den Endstrecken der Fissurae interlobares gestört.

Fig. 3.



Rechte Seitenansicht der Leber von *Cercopithecus cephus.* $^{5}/_{6}$.

Fig. 4.

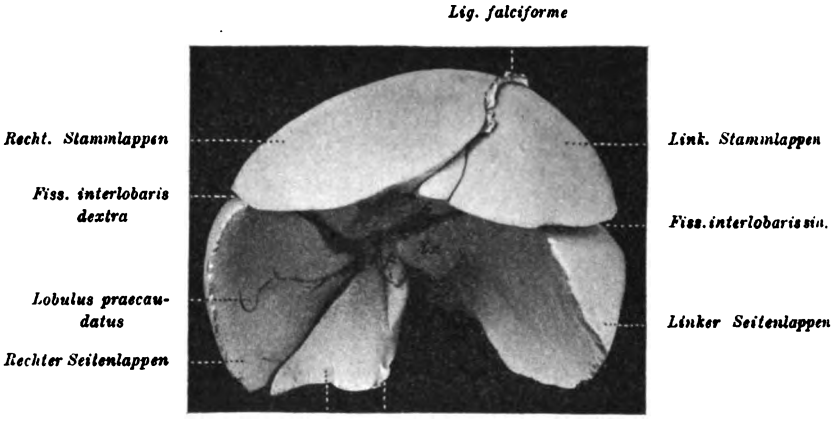


Linke Seitenansicht der Leber von *Cercopithecus cephus.* $^{5}/_{6}$.

Digitized by Google

Die Unterscheidung einer Facies superior, einer Facies ventrolateralis und einer Facies dorsalis ist an dieser Leber von *Cercopithecus cephus* geboten. Suchen wir nach der Bedeutung dieser Zustände, so finden wir sie in der Übereinstimmung mit den Befunden an der Leber von Westaffen und speziell an derjenigen von *Cebus*. Auch diese ließ die genannten Flächen in scharfer Absetzung voneinander erkennen. Der Umstand ferner, daß die Organe der niedrig stehenden Halbaffen in auffallender Weise eine Kuppenfläche

Fig. 5.



Leber von *Cercopithecus cephus* von vorn. $^2/_3$.

von den steil abfallenden vorderen, seitlichen und hinteren Flächen darbieten, rechtfertigt die Annahme einer Ursprünglichkeit der beschriebenen Formverhältnisse der *Cephus*-Leber. Sie stellt in dieser Beziehung das auffallendste, mir bekannt gewordene Verhalten bei den Cercopitheciden dar und bietet einen Maßstab für die Beurteilung der Organe andrer Individuen und andrer Arten, bei welchen schwankende Verhältnisse wahrgenommen werden.

Cercopithecus cephus (Fig. 6—10).

2) Die Leber dieses jungen Tieres trägt an ihren der Bauchhöhlenwandung zugekehrten Flächen ebenfalls ursprüngliche Merkmale, wie sie am Organe von Halbaffen durchgehends angetroffen werden. Zunächst sei hervorgehoben, daß der rechte Seitenlappen von der Bildung der oberen dorsalen Fläche (Facies superior)

Digitized by Google

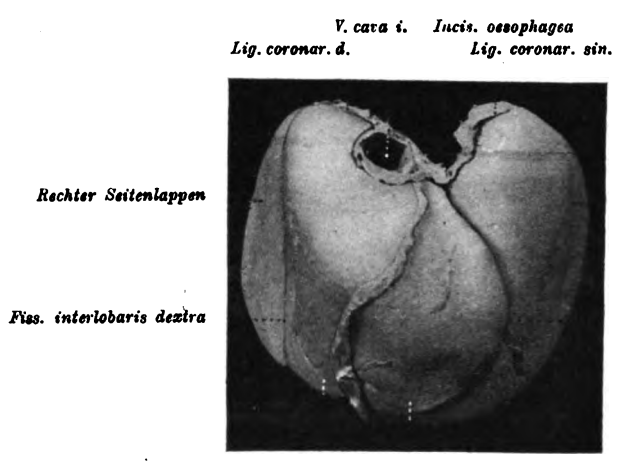
völlig ausgeschlossen ist. Der Lappen ist mit seiner freien Oberfläche senkrecht lateral- und dorsalwärts gerichtet. Demgemäß ist auch die Anheftungsstelle des rechten Schenkels der Ligam. coronarium ganz auf die Dorsalfläche der Leber verlegt. Ein derartiges Verhalten wurde für die Halbaffen auf den Fig. 5, 7, 11, 17, 19, 20, 23, 25 bildlich dargestellt. Die Leber dieses *Cephus*-Exemplars hat in dem völligen Ausschlusse des rechten Seitenlappens von der oberen Fläche ursprünglichere Eigenschaften bewahrt als das zuvor beschriebene Organ, an welchem der rechte Seitenlappen den Anschluß an die Facies superior erreicht hat. Fernerhin bleibt der Lobus venae cavae von der Facies superior ausgeschlossen. Der hinter der Hohlvene liegende schmale Streifen von Leberparenchym ist dorsalwärts gerichtet. Auch dieser Befund schließt sich an die Einrichtungen bei den Halbaffen unmittelbar an, wennschon er nicht mehr den hohen Grad von Ursprünglichkeit der letzteren zu erkennen gibt.

Die frei gegen die Bauchhöhlenwand gekehrte Fläche ist in eine Facies superior, eine Facies ventro-lateralis und eine Facies dorsalis geschieden. Die Art der scharfen Abgrenzung dieser drei Abschnitte voneinander läßt auch hier die nähere Übereinstimmung mit der Platyrrhinen-Leber und den Anschluß an das Organ der Halbaffen nicht verkennen. Nichtsdestoweniger tritt doch ein Verhalten hervor, welches für die Leber der Ostaffen bemerkenswert ist. Es beruht in dem Umstande, daß der größte Teil der ursprünglichen Dorsalfläche des linken Seitenlappens eine fast horizontale Stellung angenommen und sich dadurch der Facies superior völlig angeschlossen hat. Auf diese Weise ist der untere Rand der ursprünglichen Dorsalfläche des Lobus lateralis sinister zum scharfen Dorsalrande der Facies superior geworden. Der linke Schenkel des Ligam. coronarium findet demgemäß an der oberen Fläche eine dorsale Anheftung (Fig. 10). Rechts vom Lig. coronar. sin. ist die Fläche gegen die senkrecht abfallende Impressio oesophagea hin etwas dorsalwärts geneigt. In dieser Neigung sowie in der der Speiseröhre zugekehrten Wandfläche ist die Dorsalfläche andeutungsweise erhalten. Vergleicht man dies Verhalten mit demjenigen beim zuvor besprochenen Tiere, so stellt sich das letztere als ursprünglicher dar als dieses; denn am linken Seitenlappen ist dort eine obere Fläche deutlich von einer schief gestellten dorsalen abgesetzt. Diese Dorsalfläche fällt sogar senkrecht gegen die obere Fläche ab, wo sie die Impressio oesophagea begrenzen hilft.

Digitized by Google

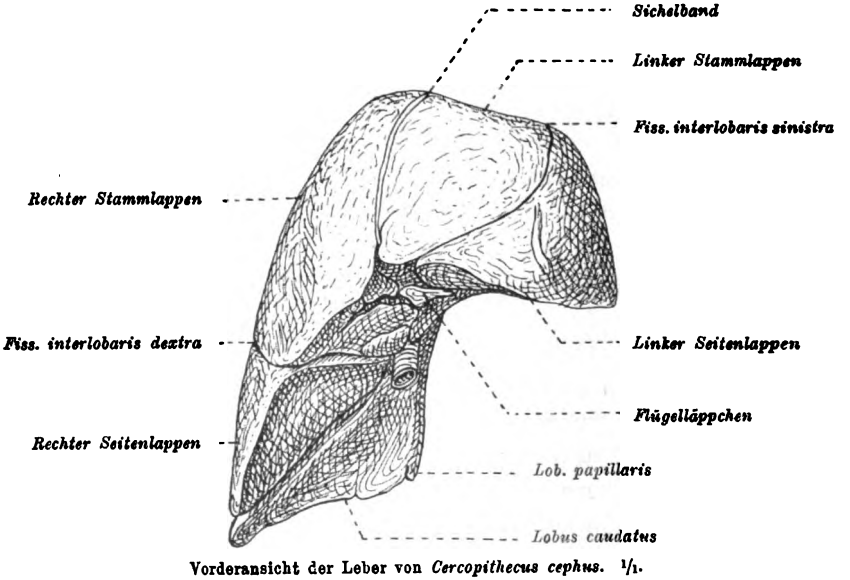
Durch den Ausschluß des Lob. lat. dexter von der Facies superior entbehrt die Leber dieses Tieres eines Merkmales, welches den Katar-

Fig. 6.



Leber von *Cercopithecus cephus*, von oben. 1/1.

Fig. 7.



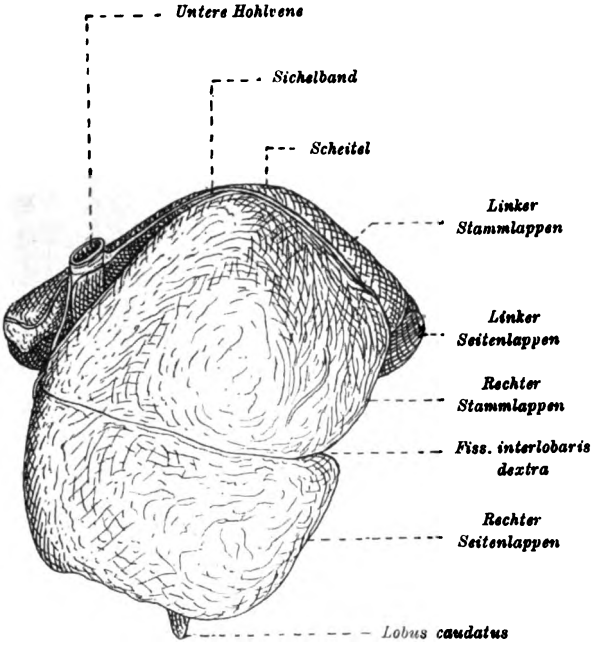
Vorderansicht der Leber von *Cercopithecus cephus*. 1/1.

Digitized by Google

rhinen in der Regel zukommt. Das Verhalten am Lob. later. sinister erhebt das Organ über dasjenige des vorigen Exemplars, der Westaffen und der Prosimier. Indifferentes und Fortgeschrittenes sind dem zufolge in der Beschaffenheit der Flächen ungleichmäßig auf die beiden Individuen verteilt, wie sich denn auch neben den erhaltenen Kennzeichen von Ursprünglichkeit mancherlei Umwandlungen an den Flächen eingestellt haben.

Die Facies superior kommt durch den Stamm- und den linken Seitenlappen zustande. Sie ist links nahezu horizontal gestellt. Vom Lobus centralis dexter aus gelangt man, durch eine stark gekrümmte Zone vermittelt, zur steil abfallenden Dorsalfläche des Lob. lat. dexter. Die Ausdehnung findet bis zur Fissura interlobaris dextra statt. In der Nähe der Austrittsstelle der Hohlvene aus der Leber ist die Facies superior ein wenig dorsal geneigt. Die linke Hälfte der oberen Fläche, durch den Lobus later. sinister gebildet, wird rechts vom Ligam. coronarium sin. bis gegen die Impressio oesophagea hin in geringer dorsaler Neigung angetroffen. Hierin hat sich der letzte Rest einer ursprünglich rein dorsal gerichteten Fläche des linken Seitenlappens erhalten. Ein scharfer Dorsalrand bildet die Grenze gegen die Facies intestinalis (Impressio gastrica). Die Wandungen der Impr. oesophagea stehen rechtwinklig zum Dorsalrande.

Fig. 8.



Rechte Seitenansicht der Leber von *Cercopithecus cephus*. 1/1.

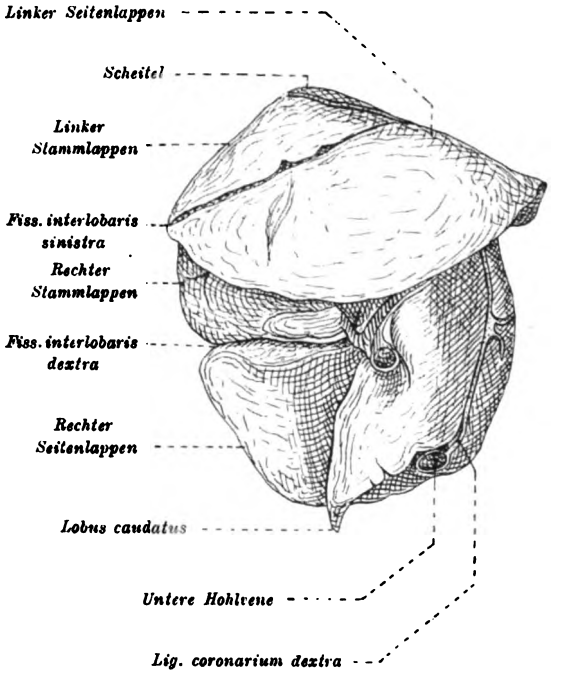
Die in die Zwerchfellkuppel eingepaßte Facies superior ist beiderseits und vorn gegen die Facies ventro-lateralis durch eine stark

Digitized by Google

gekrümmte Randfläche scharf abgesetzt. Sie ist hufeisenförmig, da der Lobus venae cavae in querer Richtung ausgehöhlt ist.

Die Facies ventro-lateralis fällt steil gegen die dorsale obere Fläche ab, links und vorn im rechten Winkel, rechts im Winkel von etwa 100 Graden. Die starke Krümmung ist von links nach vorn und von hier aus nach rechts keine ganz gleichmäßige, insofern an die Ventralfläche nach den Seiten hin sich je eine Art Übergangszone anschließt. Die genannten Eigenschaften kommen der Facies ventro-lateralis der vorher beschriebenen Leber in gleicher Weise zu. Die Seitenfläche zeigt rechts in ventro-dorsaler Richtung einen höheren Grad der Ausdehnung als links. Beide überragen an Ausdehnung die Ventralfläche um ein Bedeutendes. Die Höhe der rechten Wand übertrifft wiederum diejenige der linken nicht unerheblich. Die zwei letzten Eigenschaften finden sich an der zuerst beschriebenen Leber nicht vor.

Fig. 9.



Linke Seitenansicht der Leber von *Cercopithecus cephus*. 1/1.

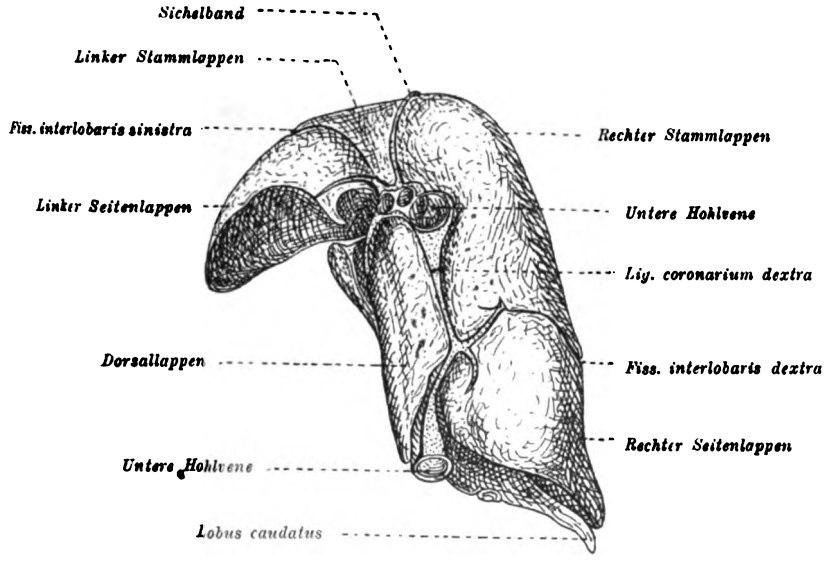
Der untere, ventro-laterale Rand, welcher die Grenze gegen die Facies intestinalis setzt, ist linkerseits (am Lob. lat. sin.) horizontal gestellt. Am Lob. centralis dexter und Lob. lat. dexter ist er schräg nach rechts und abwärts gerichtet. Beide Abschnitte schließen einen Winkel von ungefähr 120 Graden ein. Die rechte Hälfte der Leber hat, wie aus diesem Verhalten zu entnehmen ist, eine nicht unerhebliche Ausdehnung in caudaler Richtung genommen. Am vorher beschriebenen Organe lag eine gleichartige seitliche Größenausdehnung vor.

Digitized by Google

In den Maßverhältnissen kommen einige wichtige Zustände zum Ausdrucke:

Der quere Durchmesser der oberen dorsalen Fläche beträgt 4,1 cm, der dorso-ventrale Durchmesser beträgt rechts 3,4, vor der Hohlvene 2,2 und links 3,4 cm. Das Verhältnis beider Durchmesser zueinander ist links und rechts 1 : 1,2, median 1 : 1,9 (1 : 1,75 am vorigen Exemplare). Die Höhe der Facies ventro-lateralis beträgt rechts 4—3,5, median 3 und links 3,2—3 cm. Das Verhältnis der Höhe der Vorderfläche (median) zum dorso-ventralen Durchmesser (vor der Hohlvene) beträgt 1,5 : 1 (1,12 : 1 am vorigen Exemplare).

Fig. 10.



Dorsalansicht der Leber von *Cercopithecus cephus*. 1/1.

Die Facies dorsalis hat sich am linken Seitenlappen nur in der senkrecht gestellten Impressio oesophagea erhalten. Das gesamte übrige Gebiet der ursprünglichen Dorsalfläche ist in die Facies superior hineinbezogen worden. Der Lobus papillaris beteiligt sich in ganzer Ausdehnung an der Dorsalfläche. Weiter rechts bietet der Lobus caudatus eine dorsale Fläche dar. Außerdem kommt der Lob. later. dexter in Betracht. Ein unterer scharfer Rand bildet die Grenze gegen die Impressio renalis. Die Höhe der Dorsalfläche beträgt am Lob. papill. 3,2, am rechten Seitenlappen 2,1 cm. Die Gesamthöhe der Leber, in natürlicher Haltung aufgenommen, beträgt 6 cm.

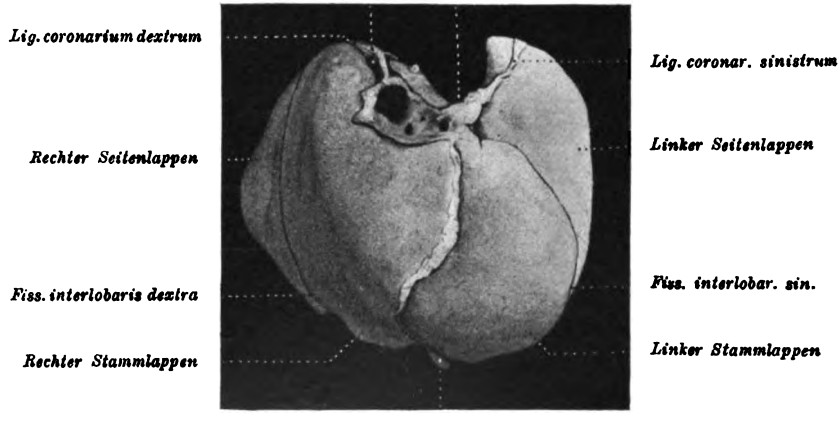
Digitized by Google

Die Höhe der Dorsalfläche des Lobus lateralis dexter macht also immerhin noch etwa den dritten Teil der Gesamthöhe aus.

Cercopithecus talapoin (Fig. 11—14).

Die obere Fläche ist ein wenig dorsalwärts gerichtet. Sie bildet mit der Cava-Achse einen nach vorn offenen Winkel von 130 Graden. An ihr nehmen der Stamm- und der linke Seitenlappen Anteil, während der rechte Seitenlappen völlig ausgeschlossen ist. Die seitliche vordere Leberwand fällt allenthalben steil gegen die obere

Fig. 11.



Leber von *Cercopithecus talapoin*, von oben und senkrecht zur Achse der unteren Hohlvene aufgenommen. 1/1.

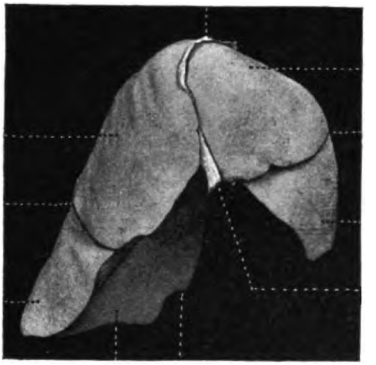
Fläche ab; ein stark gekrümmter Bezirk bildet die Grenze. Die in die Zwerchfellkuppel eingepaßte Fläche ist vorn halbkreisförmig, zu den Seiten dorsalwärts ausgezogen. Der quere Durchmesser beträgt 2,7 cm, desgleichen der dorso-ventrale Durchmesser vor der Ausmündung der Cava inf.; rechts mißt der dorso-ventrale Durchmesser 3,0, links 3,3 cm. Die höchste Erhebung der oberen Fläche befindet sich rechts vorn, die tiefste Lage links lateral und ventral.

Dorsalwand. Sie wird durch den Lob. dorsalis, Lob. later. dexter und die hintere Ecke des Lob. centr. dexter hergestellt und reicht von der Eintritts- bis zur Austrittsstelle der Cava inferior. Sie steht senkrecht. Ihre Höhe beträgt am Lob. dorsalis 3,2, am Lob. lat. dext. 2 cm, bei einer Gesamthöhe der Leber von 4,5 cm. Links

Digitized by Google

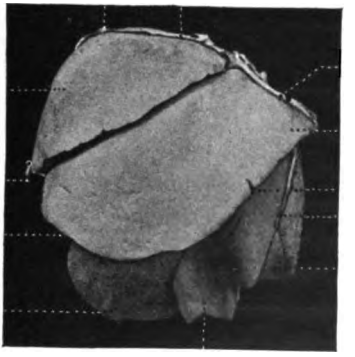
ist die Dorsalwand auf die bis 0,7 cm hohe Impr. oesophagea des Lob. lat. sin. rückgebildet. Sie läuft hier lateral spitz aus. Die Cava-Austrittsstelle sowie das Lig. coronar. sin. stellen scharfe Grenzen gegen die obere Fläche dar.

Fig. 12.



Leber von *Cercopithecus talapoin*, von vorn. $^1/_1$.

Fig. 13.



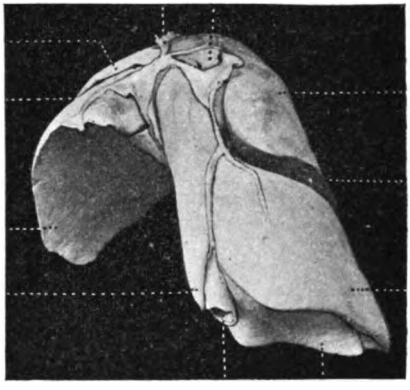
Leber von *Cercopithecus talapoin*, von links. $^6/_7$.

Die seitlichen Wandflächen gehen unmittelbar in die ventrale Wand über. Die Höhe der rechten Wand beträgt 4,5, der vorderen 2,0, der linken etwa 2,5 cm. Der rechte untere Rand steht am tiefsten, ist schräg nach vorn geneigt. Der Vorderrand ist ge-

Digitized by Google

knickt. Der Scheitel trifft in die Incis. umbilicalis. Der Winkel zwischen rechtem und linkem Abschnitte beträgt 90 Grad. Der linke untere Rand ist stark gekrümmt; die stärkste Krümmung liegt vorn.

Fig. 14.



Leber von *Cercopithecus talapoin*, von hinten. 1/1.

Die Fissura interlobaris dextra trifft den vorderen rechten Rand in dessen Mitte; die Fiss. interlob. sin. liegt in der Höhe der Incis. umbilicalis.

Cercopithecus petaurista (Fig. 15—18).

Die Formverhältnisse der Leber gleichen denjenigen von *Talapoin*.

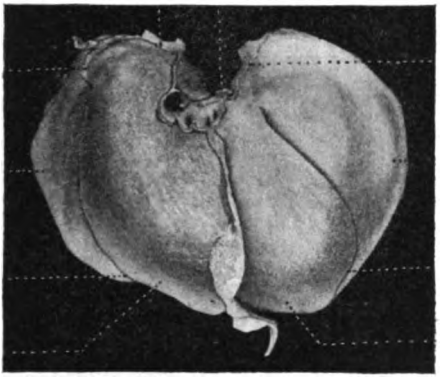
Obere Fläche. Sie bildet mit der Cava-Achse einen vorn offenen Winkel von 130 Graden. Der Stamm- und der linke Seitenlappen setzen sie zusammen. Sie ist gegen die vordere und die beiderseitige laterale Wandfläche, welche allenthalben sehr steil abfallen, durch einen scharf gekrümmten Randbezirk abgesetzt. Die in die Zwerchfellkuppel eingepaßte obere Fläche ist nahezu kreisförmig. Ihr querer Durchmesser beträgt etwa 3 cm; der dorso-ventrale Durchmesser beträgt links 3, vor der Cava inf. 1,5, rechts 2,7 cm. Die höchste Erhebung der oberen Fläche fällt vorn in die Medianlinie und den linken Stammlappen; die tiefste Stellung nimmt die Fläche rechts und dorsal ein.

Dorsalwand. Sie wird wie bei *Talapoin* durch den Lobus dorsalis, Lob. later. dext. und die hintere Ecke des Lob. centr. d.

Digitized by Google

aufgebaut. Ihre Stellung ist nahezu senkrecht; der Winkel zwischen ihr und der Cava-Achse beträgt 10 Grad. Ihre Höhe erreicht am

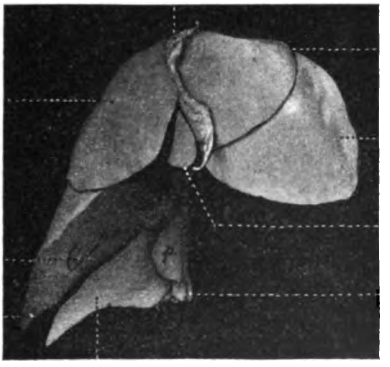
Fig. 15.



Leber von *Cercopithecus petaurista*, von oben. 1/1.

Lob. dors. 2,5, am Lob. later. dexter 2 cm, bei einer Gesamthöhe der Leber von 4,5 cm. Ein- und Austrittsstelle der Hohlvene sind

Fig. 16.



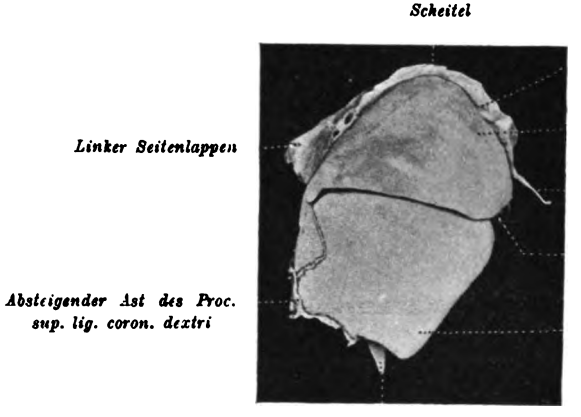
Leber von *Cercopithecus petaurista*, von vorn. 1/1.

die Grenzen der Ausdehnung. Am linken Seitenlappen ist die Dorsalfläche bis auf die Impr. oesoph. rückgebildet, deren Höhe 0,6—0,5 cm beträgt. Das Lig. coronar. sin. ist die Grenze gegen die obere Fläche.

Digitized by Google

Seitenwände. Sie gehen allmählich in die Vorderwand über. Die Höhe beträgt rechts 2,5—4, vorn etwa 2,2, links etwa 2,5 cm. Der rechte Unterrand ist ein wenig ventralwärts geneigt, gegen den

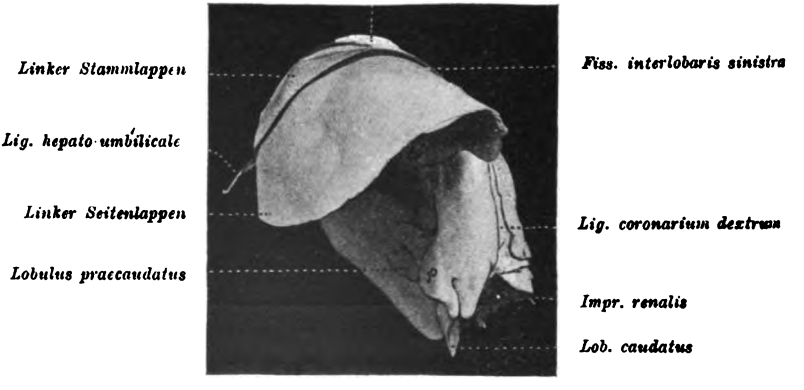
Fig. 17.



Leber von *Cercopithecus petaurista*, von rechts. 1/1.

Vorderrand mehr als im rechten Winkel scharf abgesetzt. Der Vorderrand ist durch die Inc. umbilic. in einen rechten und linken Ab-

Fig. 18.



Leber von *Cercopithecus petaurista*, von links. 1/1.

schnitt geschieden. Der Winkel zwischen beiden Randteilen beträgt 115 Grad. Der linke Unterrand ist stark gekrümmt. Die tiefste Stelle liegt vorn.

Digitized by Google

Die Fiss. interlob. dextra trifft den rechten Vorderrand ungefähr zwischen oberem und mittlerem Drittel. Die linke Lappenspalte liegt nahe der Incis. umbilicalis.

Macacus nemestrinus

a) Fig. 19. Die obere, dorsale Fläche ist leicht gewölbt, sehr weit nach vorn und nach beiden Seiten ausgedehnt. Rechts und links fallen die Seitenflächen senkrecht ab. Eine stark gekrümmte Strecke vermittelt den Zusammenhang. Vorn ist der Übergang der oberen in die ventrale Fläche weniger unvermittelt, indem eine größere Strecke in den gekrümmten Übergangsteil hineinbezogen ist. Aber auch hier sind beide Flächen schließlich senkrecht gegeneinander gestellt. Die Facies superior ist von beiden Seitenlappen bis an den Dorsalrand der Leber ausgedehnt; sie erhält durch diese Lappen ansehnliche dorso-laterale Bezirke. Die Austrittsstelle der unteren Hohlvene liegt im hinteren Gebiete der oberen Fläche. Der quere Durchmesser der Fläche ist doppelt so groß wie der sagittale (6 cm : 3 cm). In diesem Verhältnisse spricht sich ein ursprünglicher Befund der äußeren Form der Leber aus. Er gliedert sich an den Befund der *Cephus*-Leber an.

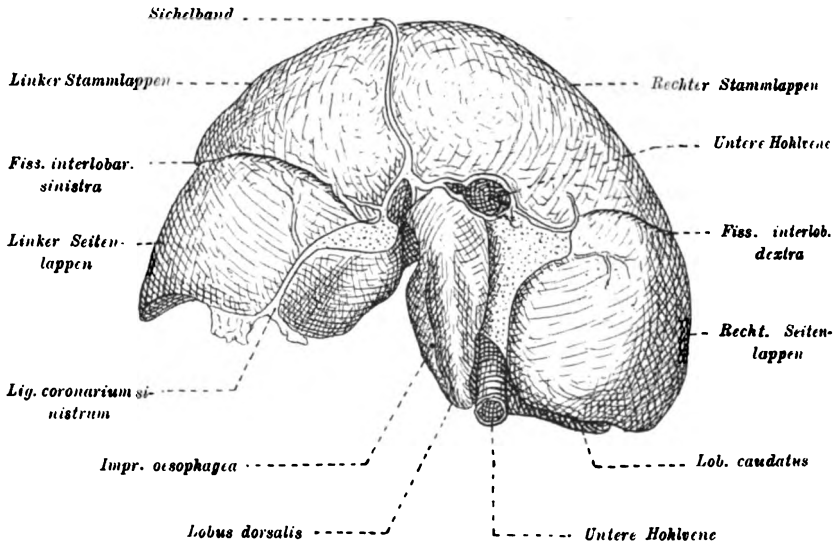
Die Höhe der Facies ventro-lateralis beträgt rechts 2,5, vorn 3 und links 3,5 cm. Sie ist also etwa gleich groß wie der sagittale Durchmesser der Facies superior. Auch hierin ist der engere Anschluß an die *Cephus*-Leber ausgesprochen. Der untere Rand der Fac. ventro-lateralis ist horizontal gestellt. Er liegt rechts höher, links tiefer als vorn. An der Fissura interlobaris dextra und an der Incis. venae umbilicalis ist der Rand je etwas nach oben eingezogen.

Eine Facies dorsalis fehlt links in irgendwelcher schärferen Abgrenzung. Ein scharfer Rand trennt hier die obere von der intestinalen Fläche. Die Dorsalfläche des linken Seitenlappens ist ihrer Wölbung gemäß in die obere Fläche hineinbezogen, so daß diese links eine Facies superior-dorsalis ist und sich hier bis zum scharfen, unteren Rande ausdehnt. Kennzeichen einer ursprünglichen Dorsalfläche haben sich in dem noch steil verlaufenden linken Abschnitt des Ligam. coronarium und in der ziemlich langen Verlaufsstrecke desselben erhalten. Durch das Lig. coronarium erfolgt die Teilung der ursprünglichen Dorsalfläche in ein medial gelegenes enges und in ein breites laterales Feld, welches in senkrechter Ausdehnung 2,5 cm groß ist. Die Impressio oesophagea ist als flache Furche angedeutet und befindet sich zwischen dem linken Seitenlappen und dem Lobus dor-

Digitized by Google

salis an der Dorsalfläche des linken Stammlappens, von wo aus eine senkrechte, durch die Speiseröhre erzeugte Furche über die linke Fläche des Lobus dorsalis bis zu dessen Spitze zu verfolgen ist.

Fig. 19.



Dorsalansicht der Leber von *Macacus nemestrinus*. 1/1.

Rechts ist die hintere Fläche nur 0,7 cm hoch. Der Lobus papillaris bietet für die Facies dorsalis den einzigen ansehnlichen Abschnitt dar.

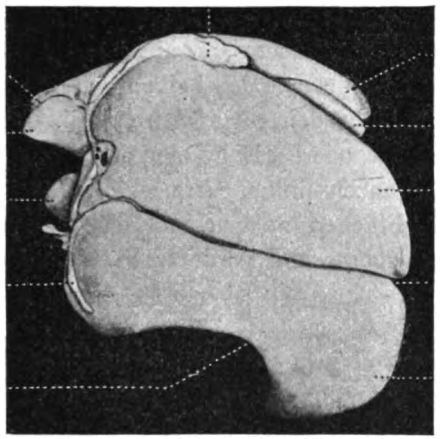
b) An der Leber eines älteren Tieres (Fig. 20) ist die ursprüngliche dorsale obere Fläche am Lob. lat. dexter und rechten Stammlappen bis auf eine schmale quere Leiste rückgebildet. Sie ist am kleineren linken Stamm- und am linken Seitenlappen weiter nach vorn und zur linken Seite ausgedehnt. Ihr querer Durchmesser nimmt etwa die Breite der Leber in Anspruch und beträgt ungefähr 7,5 cm. Der dorso-ventrale Durchmesser beträgt rechts nur 1, links 3 cm. Rechts geschieht der Übergang von der oberen zur vorderen Fläche mittels einer stark gekrümmten Fläche. Links ist der Übergang ein mehr vermittelter. Die Facies ventro-lateralis dextra ist abgeplattet, die Facies ventro-lateralis sinistra in senkrechter und in querer Richtung stärker gewölbt.

Die rechte vordere Fläche ist im höheren Grade auch nach oben gewendet, indem sie einen ansehnlichen Abschnitt der primitiven Facies superior in sich aufgenommen hat. Die Höhenausdehnung der Facies

Digitized by Google

ventro-lateralis beträgt rechts etwa 5,5 cm, diejenige der Facies ventro-lateralis sinistra nur 3—3,5 cm. Der auffallende Unterschied beruht auf der verschiedenen Einengung der Facies superior zugunsten der Ausdehnung der Facies ventralis auf beiden Seiten. Die Krümmung

Fig. 20.



Leber von *Macacus nemestrinus*, von rechts. $^3/_4$.

von rechts nach links ist an der Facies ventralis rechterseits gering; eine rechte Seitenfläche hebt sich demgemäß kaum ab. Die linke Seitenfläche hingegen ist in einem Winkel von 100 Graden gegen die Vorderfläche geneigt.

An der rechten Hälfte der Leber haben sich die größeren Umgestaltungen vollzogen. Mehrere Erscheinungen stehen hier in einem engeren Verbande. Die Rückbildung der ursprünglichen Facies superior hat die größere Entfaltung der Facies ventralis nach sich gezogen. Die Flachheit der letzteren und deren Breite wirkten auf die Rückbildung der rechten Seitenfläche ein. Der untere Rand der Facies ventro-lateralis steht rechts tiefer als links; er ist schief gestellt. An den Stellen der Fissurae interlobares und der Incis. venae umbilicalis ist er eingekerbt. Rechts und links steigt der Rand steil nach hinten empor, entsprechend der platten Form der Leber.

Der quere Durchmesser der Facies superior verhält sich zum dorso-ventralen rechts wie 7,5 : 1, links wie 2,5 : 1. Der dorso-ventrale Durchmesser verhält sich zur Höhe der Facies ventralis rechts wie 5,5 : 1, links wie 1 : 1. Das primitive Verhalten der linken,

Digitized by Google

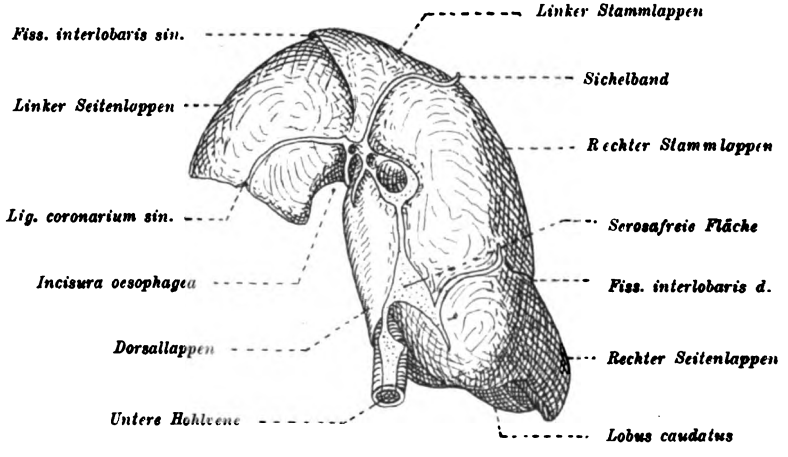
der umgewandelte Zustand der rechten Hälfte sind aus diesen Maßverhältnissen zu entnehmen.

Die Facies dorsalis wird links durch die schmale Impressio oesoph. hergestellt. Sie ist rechts 1 cm hoch. Der Übergang zur Fac. sup. ist ein allmählicher. Der Lobus papillaris und der Lobus caudatus bilden den Hauptanteil an der hinteren Fläche.

Macacus cynomolgus.

1) Junges Tier. Die obere dorsale Fläche ist halbmondförmig und gehört dem Stamm- sowie den beiden Seitenlappen an. Der Lob. later. dexter hat an ihr den geringsten Anteil. Die Facies ventro-lateralis ist gegen die obere Fläche ziemlich scharf abgesetzt. Links vorn und auf der ganzen linken Seite ist der Abfall steil. Vorn und lateral stehen die Flächen nahezu senkrecht zueinander. Die Verbindung zwischen oberer und vorderer Fläche übernimmt ein stark

Fig. 21.



Dorsalansicht der Leber von *Macacus cynomolgus*. 1/1.

gekrümmter Bezirk. Rechts vorn und rechts seitlich vollzieht sich der Übergang beider Flächen ineinander allmählicher. Die Winkelstellung zueinander beträgt nur 50 Grad. Der quere Durchmesser der Facies superior beträgt 4,5, der größte dorso-ventrale in der Medianebene 2 cm. Die Facies ventro-lateralis ist links 2 und rechts 2,3 cm hoch. Ihre unteren Ränder liegen daher nahezu horizontal und sind nur an den Stellen der Fissurae interlobares und der Incisura venae umbilicalis leicht eingekerbt. Eine Facies dorsalis besteht links

Digitized by Google

nur an der deutlich geprägten Impressio oesophagea, welche links seitlich in einen scharfen Dorsalrand ausläuft. Das Ligam. coronarium sinistr. ist quer gestellt. Das unter ihm befindliche Feld der ursprünglichen Dorsalfläche des linken Seitenlappens ist niedrig, läuft in eine Spitze, welche die Impressio oesophagea begrenzt, aus. Die Höhe beträgt, über die am tiefsten stehende Spitze gemessen, nur 1 cm. Rechts ist die Facies dorsalis senkrecht zur oberen Fläche gestellt. Die Verbindungsstrecke ist stark gewölbt. Der Lobus papillaris bildet an der Dorsalfläche den Hauptteil.

2) Erwachsenes Tier. Die obere dorsale Fläche nimmt eine weniger steile Lage ein. Die ursprüngliche Dorsalwand des Lob. lat. sin. ist in die obere Fläche völlig hineinbezogen. Ein gleiches hat an einem ansehnlichen Abschnitte der primitiven Dorsalfläche des rechten Seitenlappens stattgefunden. Die Anheftungen der Schenkel des Lig. coronarium bezeugen es. An der oberen Fläche beteiligt sich der Lob. venae cavae. Die obere Fläche ist namentlich quer entfaltet, linkerseits aber in dorsaler Richtung erheblich ausgedehnt. Hier begrenzt sie der scharfe Dorsalrand, welcher dem unteren Rande der Dorsalfläche des Lob. lat. sin. bei Halbaffen und Platyrrhinen entspricht. Rechts und in der breiten ventralen Ausdehnung ist die Fac. sup. durch scharf gekrümmte Bezirke gegen die senkrecht zu ihr gestellte Fac. ventralis abgesetzt. Linkerseits erscheint der Übergang durch einen weniger stark gekrümmten Teil mehr vermittelt. Die Flächen schließen hier einen stumpfen Winkel miteinander ein. Der quere Durchmesser der oberen Fläche beträgt etwa 6 cm und kommt der Breitenausdehnung des Organs ungefähr gleich. Der dorso-ventrale Durchmesser beträgt rechts 1,5, median 2, links ungefähr 4 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist also rechts 4 : 1, median 3 : 1 und links 1,5 : 1.

Facies ventro-lateralis. Eine rechte Seitenfläche besteht nur andeutungsweise; sie ist teilweise der Fac. ventralis einverleibt worden. Diese ist in querer und senkrechter Ausdehnung flach und senkrecht gegen die linke Seitenfläche abgesetzt. Eine stark gekrümmte und steil abfallende Strecke stellt die Grenze her. Die Höhe beträgt rechts und vorn etwa 4,6, links etwa 3,5 cm.

Die Höhe zum sagittalen Durchmesser der Fac. superior verhält sich rechts wie 3 : 1, median wie 2,3 : 1, links wie 1,1 : 1.

Der Vorderrand steigt von rechts nach links etwas an. Die Höhe zwischen ihm und der oberen Fläche beträgt ungefähr 1,2 cm. Rechts geht der bei *Cephus* noch horizontal liegende Seitenrand hier

Digitized by Google

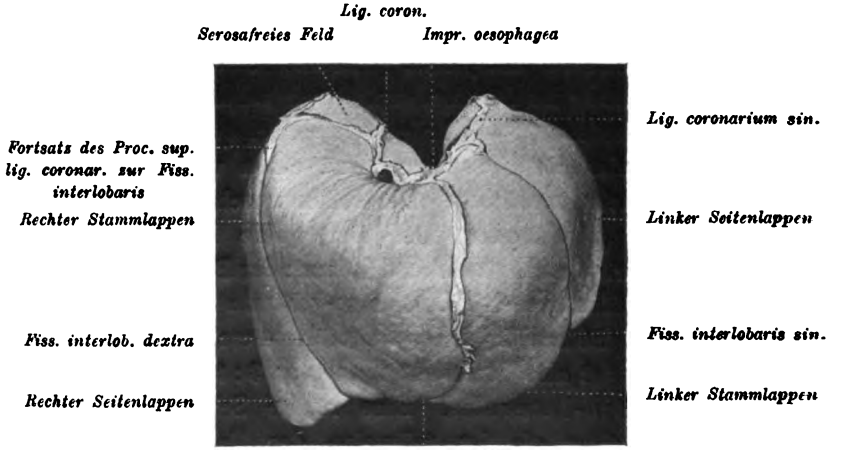
steil in den dorsalen Rand über und ist zugleich rechtwinklig gegen den Vorderrand abgeknickt. Der linke untere Rand steigt weniger steil empor; er bildet mit dem Vorderrande einen Winkel von etwa 130 Graden.

Eine Dorsalfläche fehlt linkerseits. Die schmale und flache Impressio oesophagea fällt jedoch in die Dorsalfläche. Der Lobus papillaris und Lob. caudatus bilden den Hauptanteil. Ein äußerst schmaler Flächenteil des Lob. later. dexter, welcher lateral in eine Leiste ausläuft, schließt sich an; er geht stark gekrümmt in die Facies superior über.

Macacus cynomolgus (Fig. 22—25).

Obere Fläche. Sie ist nach hinten gerichtet. Die Hohlvenenachse schneidet den dorso-ventralen Durchmesser der Fläche im Winkel von 130 Grad. An ihr sind beteiligt der Stammlappen,

Fig. 22.



Leber von *Macacus cynomolgus*, von oben. 3/4.

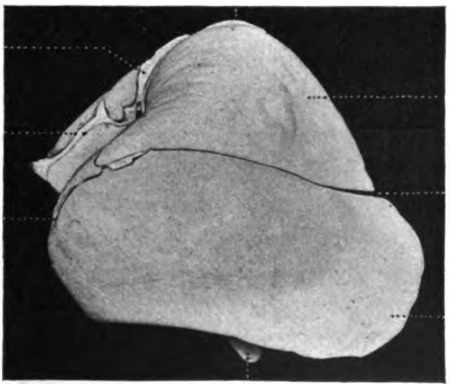
der linke Seitenlappen und die hintere Ecke des rechten Seitenlappens. Sie setzt sich unmittelbar in die ursprüngliche Dorsalfläche des Lob. lat. dexter fort, welche in die obere Fläche hineinbezogen ist. Die Ursache hierfür liegt in der starken Ausbildung des rechten Seitenlappens in dorsaler Richtung. Die Abgrenzung der oberen Fläche gegen beide seitlichen und die vordere Wandung

Digitized by Google

geschieht durch eine deutliche, gekrümmte Grenzzone. Die ventrolaterale Wand der Leber fällt allenthalben steil gegen die obere Fläche ab, im Winkel von 80—90 Graden. Die obere Wand und die linke Seitenfläche treffen hinten in einem scharfen Rande zusammen. Die obere Fläche ist nahezu halbkreisförmig. Der Querdurchmesser beträgt 5,4, der dorso-ventrale Durchmesser links 4, vor der Hohlvene 2,5 und rechts etwa 5 cm. Das gekrümmte Grenzgebiet zwischen oberer und seitlich-vorderer Fläche bildet den höchst gelegenen, mithin in die Zwerchfellkuppel eingelassenen Teil. Der Scheitel der Leber fällt vorn in die Medianebene. Die Hohlvene verläßt die obere Fläche zwischen zweitem und drittem Fünftel des dorso-ventralen Durchmessers.

Dorsalfläche. Der Lobus dorsalis hat seine senkrechte Stellung, den dorsalen Charakter durch die Beziehung zur Vena cava bewahrt. Der Lob. later. dexter ist indessen stark dorsalwärts ausgewachsen, und seine ursprünglich dorsale Fläche ist durch den entstandenen

Fig. 23.



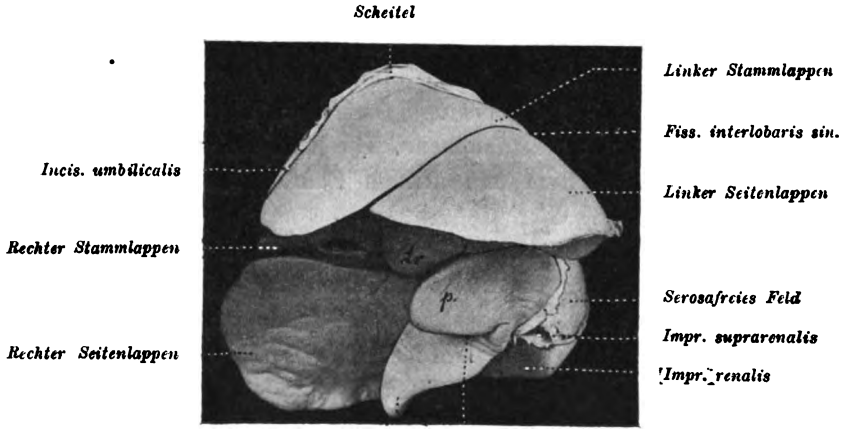
Leber von *Macacus cynomolgus*, von rechts. 3/4.

Höcker in die obere Fläche hineinbezogen worden. Sie ist stark gekrümmt. Der rechte Stammlappen hat seine dorsale Fläche vollends eingebüßt. Die Eintrittsstelle der Cava inf. liegt etwa 1,4 cm ventral von der Dorsalfläche des rechten Seitenlappens. Niere und Nebenniere haben sich in den Raum eingelagert. Die Höhe der Dorsalfläche am Lob. dorsalis beträgt 2,5, diejenige der veränderten am Lob. lat. dext. 3 cm, bei einer Gesamthöhe der Leber von 6 cm.

Digitized by Google

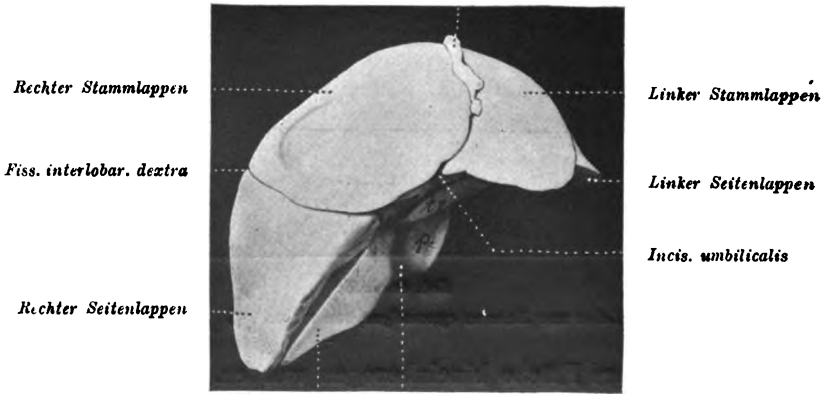
Die Seitenflächen gehen allmählich in die Vorderwand über und stellen den Abschnitt einer Zylinderfläche dar. Die Höhe ist rechts dorsal etwa 2,7, am Leberscheitel 5,8; sie beträgt

Fig. 24.



Leber von *Macacus cynomolgus*, von links. 3/4.

Fig. 25.



Leber von *Macacus cynomolgus*, von vorn. 2/3.

vorn 3,5 und links etwa 2 cm. Links hinten treffen Seitenwand und obere Fläche in einer Kante zusammen. Der rechte untere Leberrand neigt sich unter 10 Graden ventralwärts; der linke, untere Rand

Digitized by Google

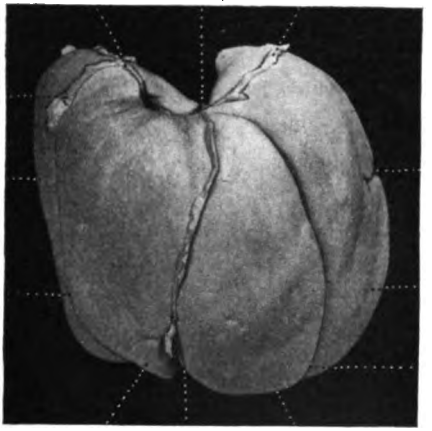
ist wenig gekrümmt, nahezu horizontal gestellt. Der Vorderrand ist geknickt; der Winkel an der Incis. umbilic. beträgt 150 Grad.

Die Fiss. later. dextra schneidet den rechten Vorderrand zwischen erstem und zweitem oberen Drittel. Die linke Lappenspalte bleibt weit von der Inc. umbil. entfernt und bestimmt etwa die Grenze zwischen Vorder- und linkem Seitenrande.

Macacus sinicus (Fig. 26—29).

a) Die Facies superior hat an Ausdehnung nach vorn erheblich verloren; sie ist auf das hintere Feld beschränkt. Diese Beschränkung vollzog sich zugunsten der ventro-lateralen Fläche. Die obere Fläche ist von oben betrachtet halbmondförmig. Ihr Übergang in die Facies

Fig. 26.



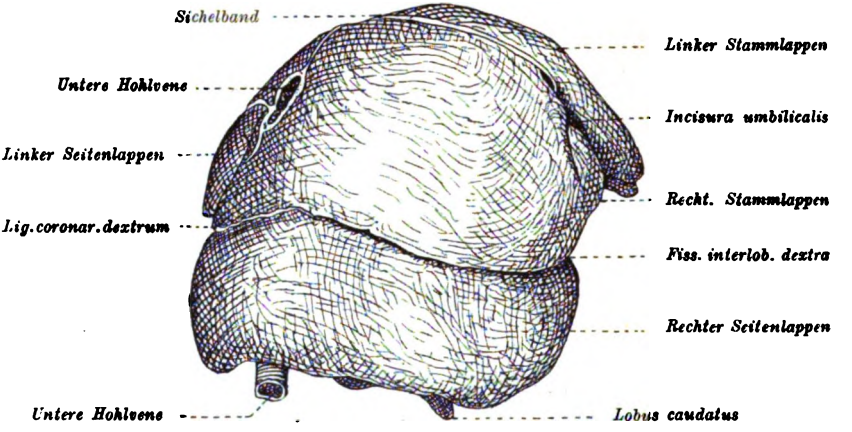
Leber von *Macacus sinicus*, von oben. 4/5.

ventro-lateralis ist durch eine gleichmäßiger gekrümmte Strecke weniger unvermittelt als wie bei *Cercopith. cephus*. Die Stellung der beiden Flächen zueinander ist rechts und vorn etwas steiler als links, zeigt sich dort in einem Winkel von 90, hier in einem Winkel von etwa 100 Graden. Es fällt die vordere seitliche Fläche also immerhin noch steil gegen die Facies superior ab. Der quere Durchmesser der letzteren beträgt ungefähr 4,5, der dorso-ventrale nicht mehr als 1—1,5 cm. Das Verhältnis beider zueinander beträgt 1 : 3—4. Hierin spricht sich ein bedeutender Unterschied gegenüber dem Befunde bei *Cercop. cephus* aus.

Digitized by Google

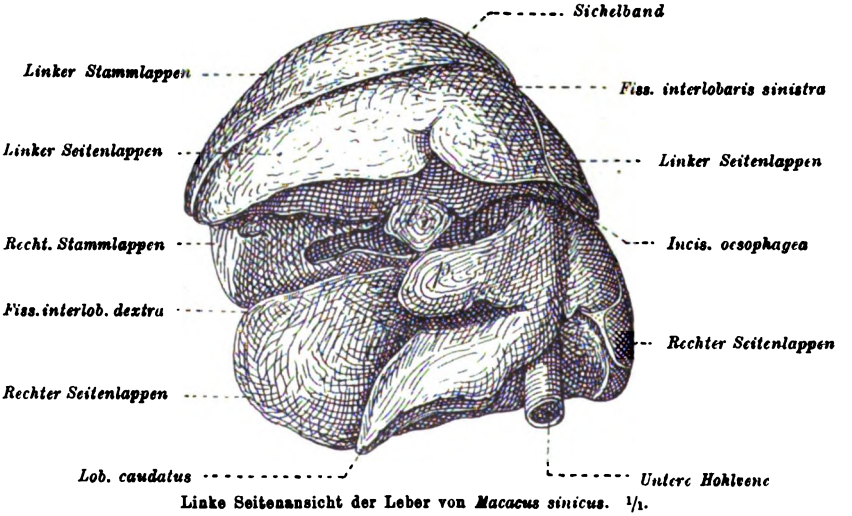
Was die obere Fläche an Ausdehnung in sagittaler Richtung eingebüßt hat, bedeutet einen Zuwachs für die Facies ventro-lateralis. Diese erhält auf diese Weise schräg nach vorn geneigte obere Partien,

Fig. 27.



Rechte Seitenansicht der Leber von *Macacus sinicus*. 1/1.

Fig. 28.



Linke Seitenansicht der Leber von *Macacus sinicus*. 1/1.

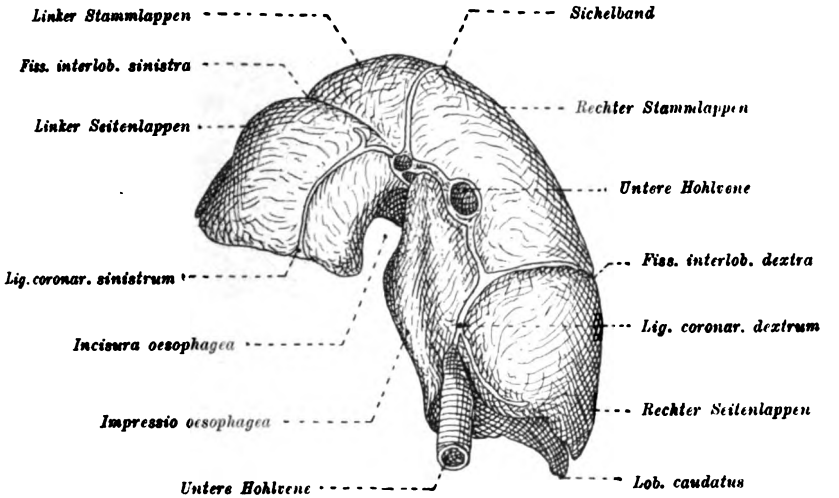
welche an ihr eine Pars superior herstellen. Ihre Höhe beträgt rechts 4,5, links und vorn 4 cm. Das Verhältnis derselben zum dorso-ventralen Durchmesser ist also 3,5 : 1. Bei *Cephus* war das Verhältnis 1,75 : 1. Die Veränderungen an beiden Flächen haben bei *Cercopith. sinicus* erhebliche Dimensionen angenommen.

Digitized by Google

Der vordere untere Rand der Facies ventro-lateralis steht nahezu horizontal, ragt rechts etwas mehr als links herab. Die etwas vorspringenden Lappen gestalten ihn hier und dort etwas unregelmäßig.

Die Facies dorsalis wird rechts durch den Lob. lateralis dexter und den sich anschließenden Lobus papillaris hergestellt. Links beteiligen sich an ihr die deutlich ausgeprägte Impr. oesophagea und

Fig. 29.



Dorsalansicht der Leber von *Macacus sinicus*. 1/1.

ein verhältnismäßig breites Feld der ursprünglichen Dorsalfläche des linken Seitenlappens. Dieses Feld ist durch die Anheftungsstelle des Ligam. coronarium in einen kleineren, medialen und einen größeren, lateralen Bezirk eingeteilt. Die Anheftungsstelle des Ligamentes ist lateral konvex, im unteren Abschnitte noch senkrecht gestellt, wodurch ein ursprüngliches Verhalten bewahrt geblieben ist. Ein scharfer unterer Rand, fast quer gestellt, trennt die obere dorsale von der intestinalen Fläche.

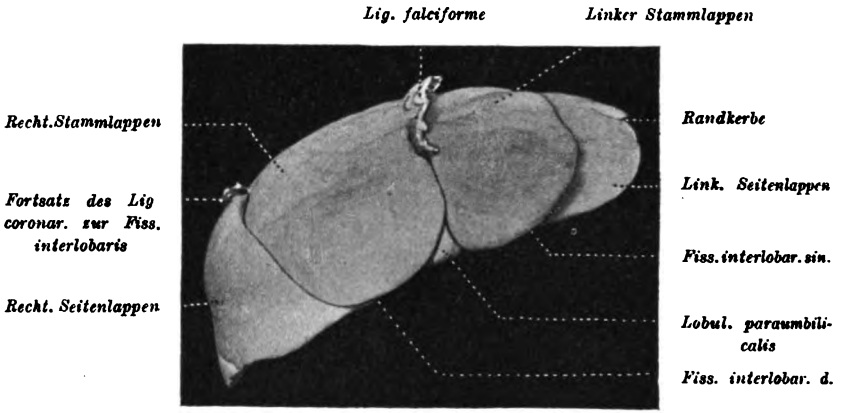
b. *Macacus sinicus* (Fig. 30, 31).

Die Leber eines andern Tieres bekundet in jeder Beziehung eine stärker erfolgte Umwandlung. Die ursprüngliche obere Fläche ist auf einen schmalen quer gestellten, halbmondförmigen Kamm eingeengt, welcher sich nur am linken Seitenlappen zu einer flächenartigen Ausdehnung verbreitert. Dieser quergestellte Kamm geht allenthalben ganz unmittelbar in die ventro-laterale Fläche über,

Digitized by Google

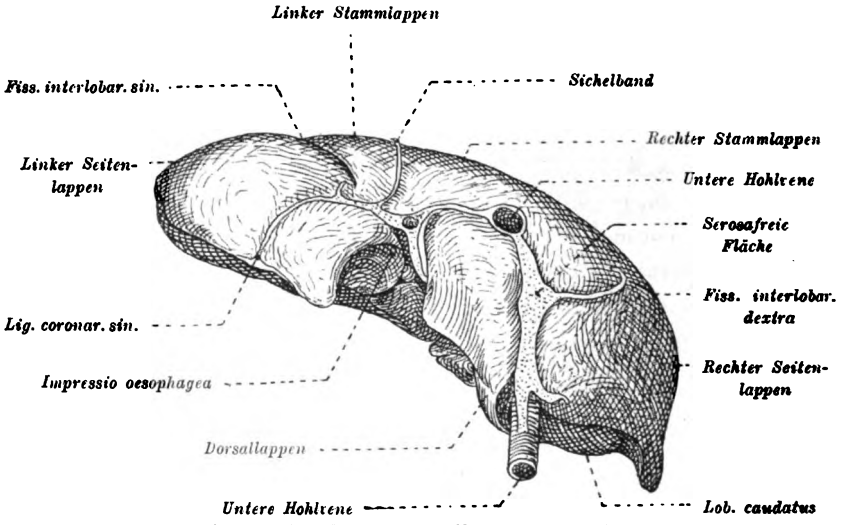
welche in senkrechter Richtung gewölbt ist. Letztere Fläche hat sich in höherem Maße als im vorigen Falle auf Kosten der Facies superior ausgedehnt. Der diesbezügliche Flächenabschnitt der Facies

Fig. 30.



Leber von *Macacus sinicus*, von vorn. 5/6.

Fig. 31.



Dorsalansicht der Leber von *Macacus sinicus*. 1/1.

ventro-later. ist nach vorn und oben gewendet. Die Fläche ist auch hier zu einer Pars superior der Facies ventro-lateralis geworden. Diese Veränderung vollzog sich naturgemäß unter Abminderung der Krümmung des oberen und vorderen Flächenabschnitts von rechts

Digitized by Google

nach links, und zwar hauptsächlich in jenem Bezirke, welcher den Zusammenhang mit der quergestellten Facies superior unterhielt. Die vordere Fläche erscheint demnach in querer Ausdehnung flacher und im Verhältnis zum sagittalen Durchmesser verbreitert. Damit hängt aber auch aufs engste die Verminderung der Ausdehnung der Seitenflächen in dorso-ventraler Richtung zusammen. Die sehr verkürzte rechte Seitenfläche hat den steilen Abfall gegen die obere Fläche beibehalten. Der Winkel, welchen beide Flächen bilden, beträgt 90 Grad, vorn beträgt er ungefähr 110 Grad.

Der quere Durchmesser der oberen Fläche mißt 6, der dorso-ventrale nur noch 0,5 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist 12 : 1. Die Höhe der Facies ventro-lateralis beträgt rechts 4,5, vorn 4 und links 3,6 cm. Das Verhältnis zwischen ihr und dem dorso-ventralen Durchmesser der Facies superior verhält sich also ungefähr wie 8 : 1.

Der untere Rand der Facies ventro-lateralis ist schräg gerichtet; er steht links höher als rechts.

Die Größenverhältnisse geben einen Teil der großen Verschiedenheiten wieder, in welchem sich diese Leber von *Mac. sinicus* zu den zuvor beschriebenen Befunden darstellt.

Papio sphinx (Fig. 32, 33).

Die Fac. superior ist aus der Horizontalen herausgetreten; sie ist dorsal- und aufwärts gewendet. Diese Verschiebung ist links am auffallendsten. Die ursprünglich rein dorsal gerichtete Fläche der Seitenlappen, an welchem die Schenkel des Ligam. coronarium befestigt sind, ist linkerseits völlig, rechterseits größtenteils in die obere, dorsalwärts gerichtete Wandfläche aufgenommen. Diese Facies superior-dorsalis ist über den linken Stammlappen nach vorn, über den linken Seitenlappen seitlich und nach hinten weit ausgedehnt. Auf der rechten Hälfte hingegen ist die obere Fläche schmal und zu einem quer gestellten Vorsprunge ausgebildet. Der Übergang in die Facies ventro-lateralis geschieht linkerseits ziemlich unvermittelt. Beide Flächen stehen hier senkrecht zueinander. Eine weniger scharf gekrümmte Übergangszone besteht zwischen beiden Flächen vorn und rechts.

Die Breite der Facies superior kommt derjenigen der Leber beinahe gleich und beträgt 6,5 cm. Der dorso-ventrale Durchmesser beträgt rechts etwa 1,8 und links 3,5 cm. Das Verhältnis beider Durchmesser zueinander ist also links 2,5 : 1, rechts 6 : 1.

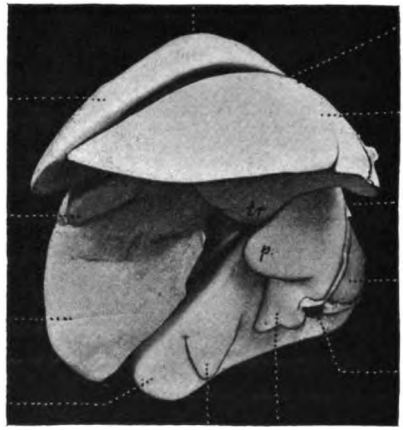
Die linke Seitenfläche steht senkrecht zur Facies superior und

Digitized by Google

senkrecht zur Fac. ventralis. Eine stark gekrümmte Strecke stellt die Verbindung her. Die rechte Seitenfläche ist nur leicht gewölbt, die direkte Fortsetzung der Vorderfläche. Sie ist schmal, nur 2 cm breit. Auch sie ist senkrecht zur Fac. superior gestellt, bildet mit

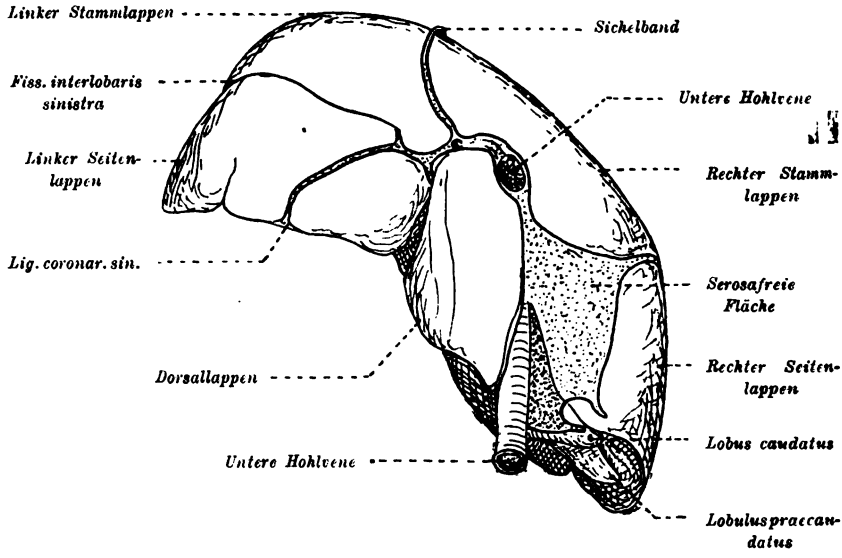
Fig. 32.

Scheitel



Leber von *Papio sphinx*, von links. 2/3.

Fig. 33.



Dorsalansicht der Leber von *Papio sphinx*. 1/1.

Digitized by Google

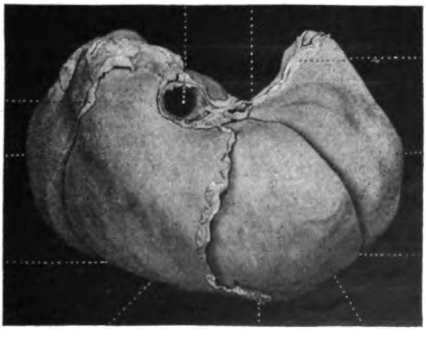
der Vorderfläche aber einen Winkel von 130 Graden. Die eigentliche Vorderfläche ist eben und wird nur rechts leicht gewölbt. Die Höhe der Facies ventro-lateralis beträgt rechts 4,5, vorn 6 und links 3,5 cm. Der untere Rand ist diesen Maßen entsprechend unregelmäßig und verläuft schräg von links oben nach rechts unten. Am rechten Stammlappen steht er am tiefsten. Die beiden unteren Seitenränder, welche den Lobi laterales zugehören, steigen unter scharfer Absetzung gegen den Vorderrand in dorsaler Richtung empor, wo sie den Anschluß an die Facies dorsalis finden. Rechts ist der Seitenrand schärfer als links gegen den Vorderrand abgesetzt. Der steile Anstieg der Seitenränder von vorn nach hinten ist die Rückäußerung der Rückbildung der ursprünglichen Dorsalfläche der Leber, woraus sich auch deren platte Form ergibt.

Das Verhältnis der Höhe der Facies ventro-lateralis zum dorsoventralen Durchmesser der Facies superior ist rechts 3 : 1, vorn 4 : 1 und links 1 : 1. Links ist also ein verhältnismäßig primitives Verhalten bewahrt geblieben, während die stärkste Umwandlung in der Verschiebung der Flächen vorn eingetreten ist.

Papio babuin (Fig. 34—37).

Die ursprüngliche obere Fläche ist dorsalwärts gerichtet; sie bildet mit der Hohlvenenachse einen Winkel von 145 Graden. Von

Fig. 34.



Leber von *Papio babuin*, von oben. 2/3.

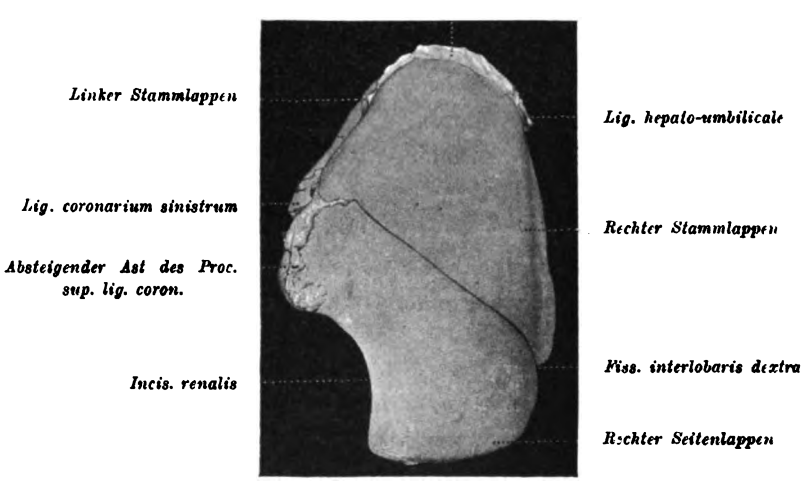
der steil abfallenden Vorderwand ist sie durch eine direkt aufwärts gekehrte Fläche geschieden, welche horizontal gestellt ist und den

Digitized by Google

Scheitel der Leber darstellt. Als solche ist sie in die Zwerchfellkuppel eingelassen. Diese zwischenständige, reine Fac. superior vermittelt den Übergang in die Fac. sup. dors. und die Fac. ventralis. Ihr medianer Durchmesser beträgt etwa 2 cm. Sie wird vom linken Stamm- und linken Seitenlappen aufgebaut.

Die Grenzen der Fac. sup. dors. nach vorn sind durch einen schwach gekrümmten Bezirk gegeben. Der Stamm- und der linke Seitenlappen beteiligen sich an ihr. Der Lob. lat. dexter setzt sich mit seiner Dorsalfläche ganz direkt in sie fort, und zwar fast bis zum unteren, dorsalen Leberrande. Der Querdurchmesser beträgt

Fig. 35.



Leber von *Papio babuin*, von rechts. 3/4.

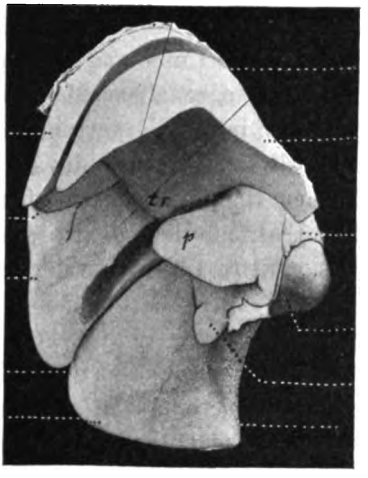
etwa 3,7, der dorso-ventrale Durchmesser links etwa 1,5, vor der Cava inf. etwa 1,5 und rechts etwa 4 cm. Die Fläche nimmt an der Bildung des Leberscheitels keinen Anteil. Sie geht in die Seitenflächen über; rechts läßt sich eine Zwischenfläche unterscheiden, welche aufwärts in die Fac. superior (Scheitelfläche) sich fortsetzt.

Dorsalfläche. Der Dorsallappen bewahrt eine senkrecht gestellte Dorsalwand, entsprechend der engen Beziehung zur Vena cava inf. Auch der Lob. lat. sin. beteiligt sich unterhalb des Lig. coronar. an der Dorsalfläche. Die Impr. oesophagea erreicht eine Höhe von 0,6 cm. Die Dorsalfläche der rechten Seitenlappen ist schräg gestellt und in die Fac. sup. dors. hineinbezogen. Diese Änderung ist

Digitized by Google

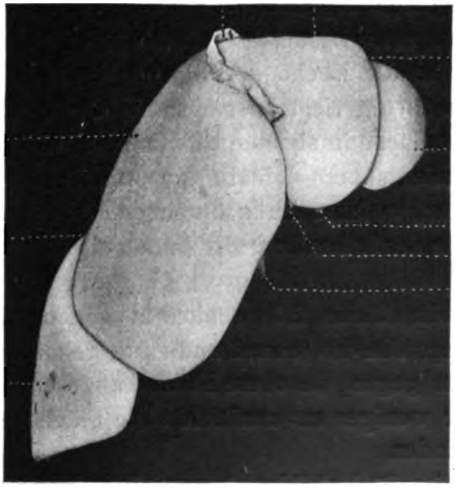
die Folge des Auswachsens des Lappens in dorsaler Richtung. Die hintere Fläche entfernt sich dadurch von der Hohlvene 1,4 cm weit.

Fig. 36.



Leber von *Papio babuin*, von links. $^3/_4$.

Fig. 37.



Leber von *Papio babuin*, von vorn. $^2/_3$.

Die so zwischen beiden entstandene Nische wird durch rechte Nebenniere und Niere in Anspruch genommen. Die schräge rechte Dorsal-

Digitized by Google

fläche bildet mit der Cava-Achse einen Winkel von 30 Graden. Die Höhe der Dorsalfläche des Lobus dorsalis beträgt 2,7 cm, bei einer Gesamthöhe der Leber von 8 cm.

Seitenflächen. Sie gehen beiderseits allmählich in die Vorderfläche über. Die Höhe beträgt rechts hinten 5,5, vorn 7,8 cm. Die Vorderfläche mißt über der Incis. umbilicalis 2,5, die linke Seitenfläche bis zu 1 cm. Der rechte Unterrand der Leber ist getrennt in einen hinteren Ausschnitt (Incis. renalis) und in einen vorderen Randteil, welcher ganz allmählich in den Vorderrand sich fortsetzt. Dieser ist schräg gerichtet; er fällt nach rechts hin ab. Die zu seiten der Incis. umbilic. befindlichen Randteile umschließen einen Winkel von etwa 140 Graden. Die Fiss. interlob. dextra schneidet den Vorderrand tief unten, die Fiss. sinistra 1,3 cm von der Inc. umbilic. entfernt.

Papio babuin (Fig. 38).

Die Formverhältnisse stimmen in allen wesentlichen Eigenschaften mit denen bei *Papio sphinx* überein. Die gleiche Größe der Organe läßt die Übereinstimmung noch deutlicher hervortreten. Verschiedenheiten bestehen in untergeordneten Einzelheiten, welche auf die Höhe der Facies ventro-lateralis und auf die Form des unteren Randes sich beziehen. Als wichtige Punkte der Übereinstimmung und der Verschiedenheiten sind die folgenden hervorzuheben:

Die ursprüngliche Dorsalfläche des linken Seitenlappens, an welcher das Lig. coronarium festgeheftet ist, ist aufgerichtet und fällt größtenteils in die Ebene der Facies superior. Diese ist nicht mehr allein nach oben gerichtet, sondern hat durch die Einverleibung der dorsalen Leberfläche in sie eine Neigung dorsalwärts angenommen, ist also eine Facies supero-dorsalis geworden. Sie stellt ein quergestelltes Feld dar, welches links durch den Anschluß der ursprünglichen Dorsalfläche des Lobus lateralis sin. an sie in sagittaler Richtung gewonnen hat.

Die linke Seitenfläche fällt senkrecht gegen die Fac. superior ab. Die Übergangszone ist schmal und stark gekrümmt. Die Vorderfläche ist schärfer gegen die obere Fläche abgesetzt. Rechts ist der Übergang wieder weniger unvermittelt. Die Flächen stehen ungefähr senkrecht zueinander.

Die linke Seitenfläche bildet einen rechten Winkel mit der Facies ventralis, welcher sich die stark rückgebildete rechte Seitenfläche unter leichter Wölbung anschließt.

Der untere Rand steigt nach links etwas an und weicht hier

Digitized by Google

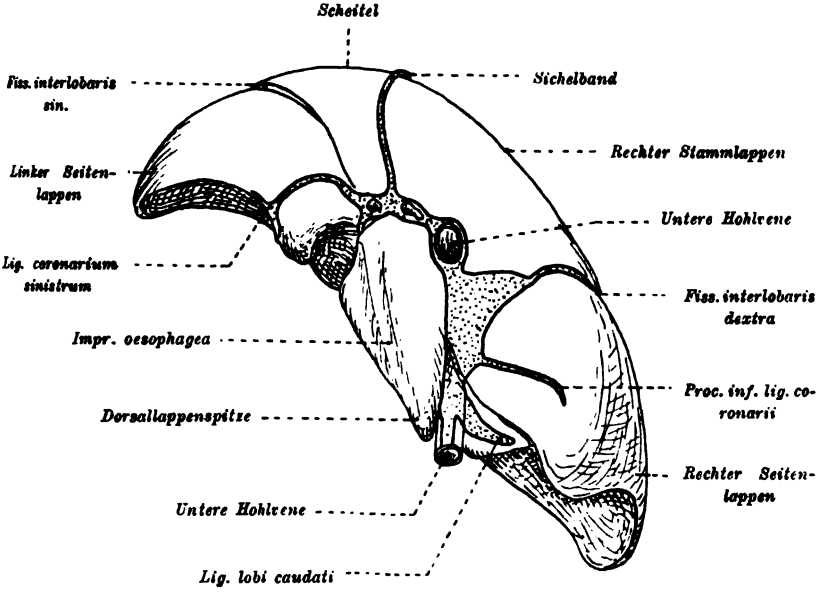
aus der Horizontalen ab. Es bestehen Einziehungen an den Fissurae interlobares und an der Fissura venae umbilicalis.

Der linke Teil des unteren Randes steigt jäh dorsalwärts an und geht allmählich in den Dorsalrand über. Noch steiler erhebt sich der rechte Teil des Randes in dorsaler Richtung.

Die Vorderfläche ist in querer Richtung flach, leicht gekrümmt von oben nach unten.

Die Facies dorsalis besteht linkerseits in einer flachen Impressio oesophagea, welche in einen scharfen Dorsalrand ausläuft; sie wird

Fig. 38.



Dorsalansicht der Leber von *Papio babuin*. 1/1.

in größerer Ausdehnung durch den Lobus papillaris und Lob. caudatus hergestellt. Sie ist im Gebiete des Lob. later. dexter schmal und nur 0,8 cm hoch.

Die Maßverhältnisse bringen auch hier die erfolgten Umwandlungen der Flächen in einigen Punkten zum Ausdrucke. Der quere Durchmesser der Fac. supero-dorsalis beträgt 6,5, der ventrale Durchmesser rechts und in der Medianebene 1,3—1,5 cm. Letzterer ist links etwa 4 cm groß. Das Verhältnis beider zueinander ist also 4:1 (rechts und median) und 1,6:1 (links). Die Vorderfläche ist rechts und vorn 4,8, links 3,3 cm hoch. Ihre Höhe verhält sich also

Digitized by Google

zum sagittalen Durchmesser der Facies superior ungefähr wie 3 : 1 (rechts und median), wie 1,5 : 1 (links).

Papio anubis.

Die quer entfaltete obere Fläche ist aufwärts gewendet. Sie ist links in sagittaler Richtung vergrößert, indem sich ihr die aufgerichtete ursprüngliche Dorsalfläche des Lobus later. sinister angefügt hat. Teile der ursprünglichen Dorsalfläche des rechten Seitenlappens sind gleichfalls in die obere Fläche aufgenommen. Die Anheftungen des Lig. coronarium an der Fac. sup. bezeugen dies.

Rechts vorn fällt die vordere Fläche steil ab. Eine stark gekrümmte Zone trennt hier beide Flächen voneinander. Auch die linke Fläche ist nahezu senkrecht zur oberen gestellt. Der Übergang beider ineinander ist aber durch eine weniger gekrümmte und breitere Zone weniger unvermittelt.

An der Bildung der oberen Fläche sind alle Lappen beteiligt.

Die linke Seitenfläche ist rechtwinklig gegen die Vorderfläche abgesetzt. Eine rechte Seitenfläche besteht nicht; sie ist rückgebildet. Die flache Vorderfläche ist in querer Richtung rechts nur wenig gekrümmt. In diesem gekrümmten Abschnitt ist ein letzter Rest einer rechten Seitenfläche bewahrt geblieben.

Der vordere Unterrand ist rechts und ventral horizontal gestellt; er steigt linkerseits ein wenig an. Der rechte Randteil ist entsprechend der Rückbildung der rechten Seitenfläche in seiner Haltung verändert und ist rechtwinklig gegen den Ventralrand abgesetzt, in dorsaler Richtung steil emporsteigend. Der linke Randteil erhebt sich weniger steil und bildet mit der Horizontalen einen Winkel von etwa 75 Graden.

Der quere Durchmesser der Fac. sup. beträgt etwa 7,5, der dorso-ventrale rechts 2,5, median 2,5, links 4,8 cm. Die Höhe der Facies ventralis mißt rechts und median 6, links 5 cm. Das Verhältnis der Breite zum sagittalen Durchmesser der Fac. superior ist 3 : 1 (rechts und median), 1,6 : 1 (links). Das Verhältnis der sagittalen Ausdehnung der Fac. sup. zur Höhe der Facies ventralis ist 2,4 : 1 (rechts und vorn), etwa 1,25 : 1 (links).

Vergleicht man die Dorsalflächen der Organe von *Sphinx* und *Babuin* (Fig. 33, 38) miteinander, so stellt sich *Sphinx* als die um sehr viel niedriger stehende Form dar. Dies kommt in der mächtigeren Entfaltung des linken Seitenlappens und in der Stellung des Lig. coronarium sinistrum zum Ausdrucke.

Digitized by Google

Höhenlage des vorderen Leberrandes in der Medianebene.

Der Vorderrand der Leber wurde von der Basis des Proc. ensiformis in einer Entfernung von

4 cm bei *Sabaeus*,
1,8 - - *Petaurista*

angetroffen. Vom Nabel entfernt betrug die Strecke

2 cm bei *Sabaeus*.

Winkel zwischen sagittalem Durchmesser der Facies supero-dorsalis und der Hohlvenenachse.

Die Größe dieses Winkels ist keinen allzu großen Schwankungen unterworfen. Er ist in direkter Abhängigkeit von den Formen des Zwerchfells und der Lungen. Er schwankt zwischen 130 und 150 Graden.

Die Befunde lassen sich in folgender Weise aneinander reihen:

1)	*Cercopithecus talapoin*	130°
2)	- *petaurista*	130°
3)	- *cephus* ad.	130°
4)	- - juv.	140°
5)	*Macacus cynomolgus*	130°
6)	- -	135°
7)	- *sinicus*	140°
8)	- *nemestrinus*	140°
9)	- -	150°
10)	*Papio babuin*	145°
11)	- -	150°

Winkel zwischen der Hohlvenenachse und der Dorsalwand des rechten Seitenlappens.

Die Größe des Winkels ändert sich mit der Ausdehnung des rechten Seitenlappens in dorsaler Richtung; er schwankt zwischen 0 und 40 Graden. Bei *Talapoin* verläuft die Senkrechte der Dorsalwand der Cava-Achse parallel. Die Befunde reihen sich, wie folgt, aneinander:

1)	*Cercopithecus talapoin*	0°	
2)	- *petaurista*	15°	
3)	- *cephus*	10°	(juv.)
4)	- -	30°	(ad.)
5)	*Macacus cynomolgus*	30°	
6)	- -	40°	

Digitized by Google

7)	*Macacus sinicus*	30°
8)	- *nemestrinus*	30°
9)	- -	40°
10)	*Papio babuin*	25°
11)	- -	30°

Mit der Vergrößerung des Winkels springt der Lobus later. dexter dorsalwärts stärker vor; dadurch wird dessen Dorsalwand mehr und mehr in die Ebene der Facies supero-dorsalis hineinbezogen. Schließlich gehen beide Flächen unmittelbar ineinander über. Das trifft z. B. bei *Babuin* ein, bei welchem der oben angegebene Winkel 150, der hier verzeichnete 30 Grade beträgt.

Winkel zwischen rechtem und linkem Abschnitte des Vorderendes der Leber.

Die Schwankungen in der Größe des Winkels liegen zwischen 90 und 180 Graden. Verwertet man ihn gleichzeitig mit dem Winkel zwischen rechter intestinaler Fläche und der Horizontalen, so lassen sich die Stellung des Vorderrandes sowie die Ausdehnung des linken Seitenlappens rekonstruieren. Ich lasse einige Befunde folgen:

Cercopithecus talapoin	etwa	90°
- *petaurista*	-	115°
- *cephus*	-	110°
Macacus sinicus	-	120°
- *cynomolgus*	-	150°
- *nemestrinus*	-	180°
Papio babuin	-	130°
- -	-	140°

b. Die den Bauchorganen zugekehrte Fläche (Facies intestinalis) der Leber.

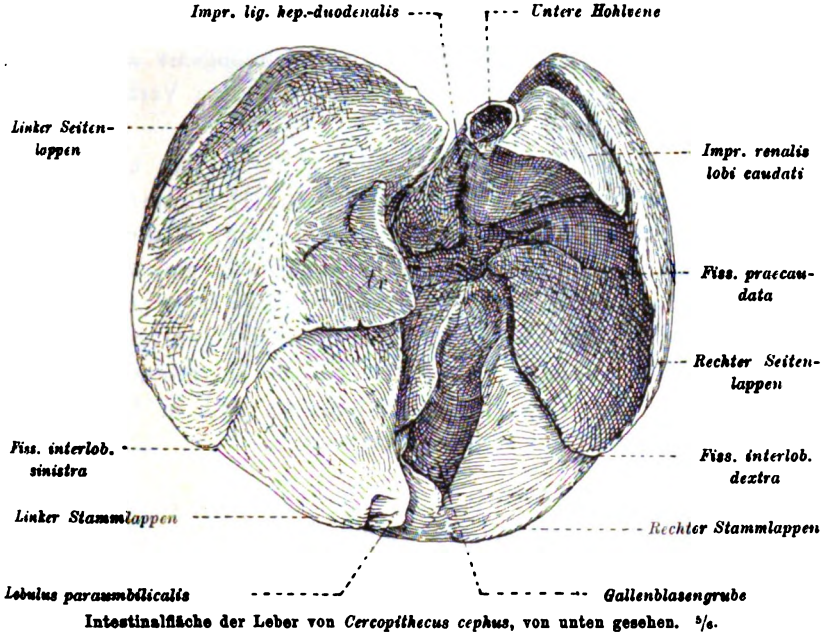
Cercopithecus cephus (Fig. 39).

a) Dadurch, daß die beiden Seitenlappen bei ungefähr gleichem Umfange auch gleich weit herabragen, ist die Höhlung in querer Richtung ziemlich gleichmäßig. Dabei steht der linke Leberrand nur 1—2 mm höher als der rechte, und zwar bei einer Gesamthöhe der Leber von 6 cm. Der Magen hinterließ am Lobus lateral. sin. einen tieferen Eindruck, als der durch Duodenum und Colon rechtsseitig erzeugte sich äußert. Die Höhlung an der Intestinalfläche ist

Digitized by Google

an beiden Seitenlappen auch in sagittaler Ausdehnung ziemlich gleichartig ausgebildet. Rechts dorsal tritt eine Störung der beiderseitigen Gleichartigkeit auf, und zwar durch den engen Anschluß des pfeilerartig herabragenden Lobus venae cavae an den rechten Seitenlappen. Der Hohlvenenlappen (Lobus dorsalis, caudatus) dehnt sich bis zur Medianebene aus; er umwandet gemeinsam mit dem Lob. lat. dexter

Fig. 39.



Intestinalfläche der Leber von *Cercopithecus cephus*, von unten gesehen. $^5/_6$.

eine nischenförmige Vertiefung, welche sich scharf gegen einen dorsalen Abschnitt der rechten Intestinalfläche absetzt. Diese leicht gehöhlte und horizontal gestellte Nische war der rechten Niere angelagert. Die ventro-dorsale Höhlung ist links geringfügig. Ventraler und dorsaler Rand der linksseitigen Intestinalfläche fallen nahezu in die gleiche Horizontale. Eine dorsale Nische fehlt linksseitig, wodurch die untere (intestinale) Fläche des Lob. lateralis sin. eine horizontale Stellung in dorso-ventraler Richtung hat annehmen können.

An der Bildung der Intestinalfläche beteiligen sich außer den beiden Seitenlappen der Lobus centralis dexter, Lobus centralis sin., Lob. venae cavae. Der größte quere Durchmesser beträgt 7,8, der größte dorso-ventrale 6,7 cm, das Verhältnis beider zueinander ist 1,15 : 1.

Digitized by Google

Der ventrale Medianteil der Intestinalfläche, gebildet durch den Centrallappen, ist wenig ausgehöhlt und steht nahezu horizontal. Er ist jederseits in die stark abfallenden Hohlflächen der Seitenlappen fortgesetzt.

Als erhalten gebliebene ursprüngliche Verhältnisse beurteile ich: 1) die Gleichartigkeit der Seitenlappen bezüglich deren caudaler Ausdehnung und des Anteiles an der Intestinalfläche. Bei Halbaffen wird dieser Zustand oftmals angetroffen (O. c. Fig. 4, 6, 10, 16); er stellte sich auch bei den Neuweltaffen wieder ein; 2) den Tiefstand des Lobus venae cavae sowie dessen Anlehnungsart an den Lob. later. dexter. Beide sind ebenfalls auf primitive Verhältnisse der Prosimier zu beziehen.

Als Zustände, welche sich nicht mehr an das ursprüngliche Primaten-Verhalten anlehnen, erweisen sich: 1) die starke Abnahme der sagittalen Wölbung am linken Seitenlappen; 2) die horizontale Stellung des median-ventralen Flächenabschnitts und 3) die damit zusammenhängende Höherstellung des ventralen Leberrandes. Diese Zustände sind, wenn man sie mit den Einrichtungen bei Prosimiern und Westaffen vergleicht, als fortschrittlich umgewandelte zu beurteilen. Bei den Westaffen findet man sie noch in Andeutungen; bei Prosimiern sind sie häufig anzutreffen.

Cercopithecus cephus (Fig. 40).

b) Von dem Ursprünglichen hat sich hier erhalten: 1) die senkrechte Stellung des Lob. venae cavae, 2) dessen Anlehnung an den Lob. later. dexter. Als fortgeschrittene Umwandlungen kehren wieder: 1) die horizontale Stellung des median-ventralen Flächenabschnitts, 2) die sagittale Ausdehnung der Fläche am Lob. lat. sin.

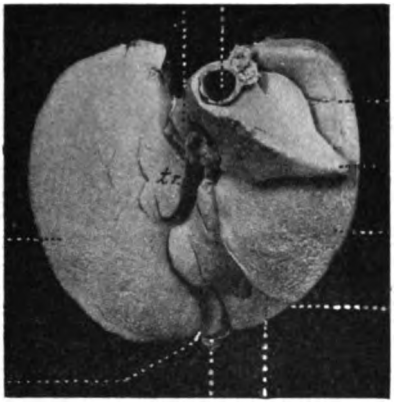
Als neue progressive Zustände stellten sich ein: 1) eine sehr erhebliche Volumsverminderung des linken Seitenlappens, 2) eine kompensatorische Ausbildung des rechten tief herabragenden Seitenlappens, 3) die daraus sich ergebende verschiedenartige Höhenstellung der Seitenränder der Leber, 4) der Tiefstand des Lob. venae cavae, 5) die daraus hervorgehende Ungleichartigkeit der queren Höhlung auf beiden Seiten. Die Hohlwand der Intestinalfläche fällt von links nach rechts in caudaler Richtung sehr erheblich ab. Die rechte Hälfte der Intestinalfläche bildet mit der Horizontalebene einen caudalwärts offenen Winkel von etwa 120 Graden. Der linke Leberrand steht 3,2 cm höher als der rechte, bei einer Gesamthöhe der

Digitized by Google

Leber von 6 cm. Der linke Leberabschnitt nimmt also nicht mehr als die Hälfte der gesamten Höhe in Anspruch.

Die größte Breite der Fläche beträgt 5,5, der größte dorso-ventrale Durchmesser 5 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist 1,1 : 1.

Fig. 40.



Intestinalfläche der Leber von *Cercopithecus cephus*, von unten gesehen. 1/1.

Als eine Abweichung von geringerer Bedeutung ist die verhältnismäßig große Impressio renalis anzusehen.

Es beteiligen sich an der Bildung der Intestinalfläche alle Lappen.

Die individuellen Schwankungen erweisen sich bei *Cercopith. cephus*, wie die Formverhältnisse der zwei Individuen am ganzen Organe zeigen, als sehr erhebliche.

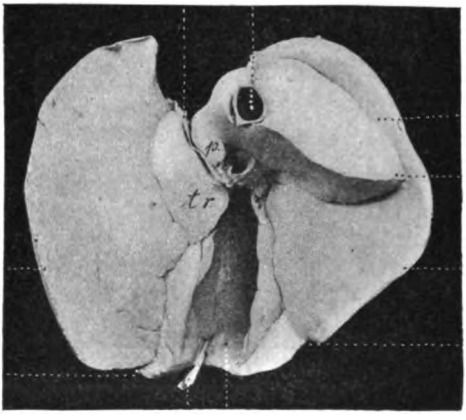
Cercopithecus talapoin (Fig. 41).

Die Intestinalfläche ist derjenigen von *Cephus* (Fig. 40) sehr ähnlich. Sie zerfällt in eine linke und eine rechte Hälfte von sehr verschiedenem Aussehen. Die sagittal gestellte Hauptlängsfurche bildet die Grenze. Die linke Hälfte, ausschließlich vom Lob. later. sin. geformt, ist ziemlich gleichmäßig in querer Richtung ausgehöhlt und stellt dadurch, daß die dorso-ventralen Durchmesser allenthalben nahezu sagittal gerichtet sind, den Abschnitt eines Hohlzylinders dar. Hinten-median findet sich der durch die Speiseröhre erzeugte Ausschnitt.

Digitized by Google

Die rechte Hälfte der Fläche wird durch den Lob. centr. dexter, Lob. lat. dext. und den Lobus descendens hergestellt. Letzterer fällt da, wo er die Hohlvene umschließt, steil bis zum unteren Rande der Leber ab. Sein Lob. caudatus lehnt sich dem Lob. lat. dexter an und reicht mit der Spitze bis zum rechten, unteren Leberrande. Die untere, quer gestellte Kante des Lob. descendens trennt einen hinteren

Fig. 41.



Intestinalfläche der Leber von *Cercopithecus talapoin*. 1/1. Die dargestellte Fläche steht senkrecht zur Achse der unteren Hohlvene.

Flächenteil, für die rechte Niere und Nebenniere zur Aufnahme bestimmt (Impr. suprarenalis, Impr. renalis), von einem vorderen Teile ab. Dieser ist durch den median und lateral gelegenen Lob. desc. nischenartig gestaltet. Letzterer stellt eine vordere, nahezu quergestellte Wand dar; während rechter Stamm- und Seitenlappen eine schräg gestellte, seitliche Fläche bilden, welche von oben und median nach unten und lateral abfällt. Vordere und seitliche Wand der Nische sind fast senkrecht gegeneinander gerichtet. Die Seitenwand ist am Stammlappen durch die Gallenblase ausgehöhlt.

Die starke Rückbildung des linken Seitenlappens bedingt die Größenunterschiede zwischen der kleinen linken Hälfte und der ausgedehnten, rechten Hälfte der Intestinalfläche. Die Rückbildung links ist durch die Ausbildung aller rechten Flächenteile kompensiert. Der linke Leberrand steht etwa 1,7 cm höher als der rechte. Der von der Horizontalebene und der rechten Seitenfläche eingeschlossene Winkel beträgt etwa 135 Grad.

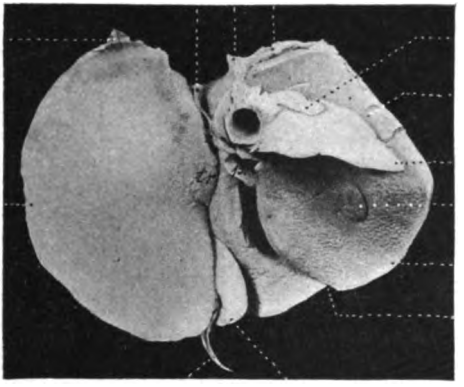
Digitized by Google

Die Abdrücke der die Leber berührenden Organe sind deutlich. Magen und Colon machen sich links, Nebenniere, Niere, Duodenum, Colon und Gallenblase machen sich rechts geltend. Das Lig. hepato-duodenale hinterließ eine senkrechte Furche am Lob. descendens.

Cercopithecus petaurista (Fig. 42).

Die Intestinalfläche verhält sich in allen wichtigen Punkten derjenigen von *Talapoin* und *Cephus* (Fig. 40) gleich. Die linke in querer Richtung ausgehöhlte Hälfte ist hinten durch den Magen stärker gehöhlt als vorn, wodurch der dorso-ventrale Durchmesser

Fig. 42.



Intestinalfläche der Leber von *Cercopithecus petaurista*. 1/1. Die dargestellte Fläche steht senkrecht zur Achse der unteren Hohlvene.

sich nach vorn etwas neigt. Der hintere Rand des linken Seitenlappens steht also höher als dessen Vorderrand. Am Lob. descendens empfängt die senkrechte Furche für das Lig. hepato-duodenale durch den Lobul. papillaris eine schärfere Abgrenzung. Einige kleine Nebenläppchen, eines am linken Stammlappen und eines am rechten Seitenlappen, bestimmen das Aussehen der Fläche.

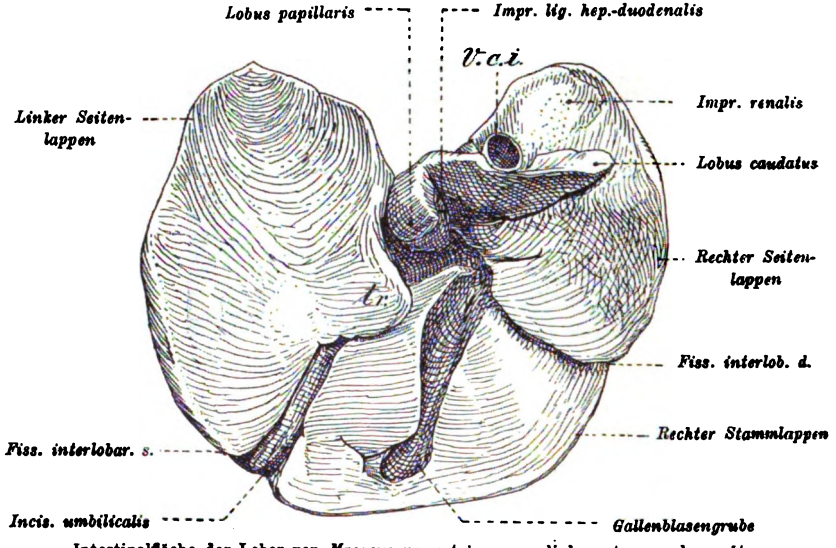
Der linke Leberrand steht auch hier etwa 1,7 cm höher als der rechte. Der Winkel zwischen der Horizontalebene und rechter Wandfläche beträgt etwa 130 Grad.

Digitized by Google

Macacus nemestrinus (Fig. 43).

a. Die größte Breite der Intestinalfläche beträgt 6,5, der größte sagittale Durchmesser 6,1 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist ungefähr 1 : 1. Der rechte Leberrand steht dorsal 1,2 cm tiefer, weiter vorn 0,9 cm höher als der linke. Die größte Höhenausdehnung der Gesamtleber bemißt sich auf 5,2 cm. Die Höhe der linken Leberhälfte verhält sich zur Gesamthöhe wie 4 : 5. Das Organ ist linksseitig also gut entfaltet. Die Höhe der rechten Hälfte verhält sich vorn zur Gesamthöhe nur wie 3 : 5. Die hierin sich aussprechende Verminderung des Umfangs kommt an der rechten Seitenansicht zum Ausdrucke. Die rechte Hälfte der Intestinalfläche, wie bei *Cephus* vom rechten Stamm- und Seitenlappen sowie vom Lob. venae cavae gebildet, erscheint als unmittelbare Fortsetzung der linken Fläche,

Fig. 43.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus nemestrinus*, von links unten gesehen. $^5/_6$.

deren linker Abschnitt nahezu horizontal gestellt ist und nur ein wenig ventralwärts sieht. Der Dorsalabschnitt der rechten Hälfte ist nach vorn und links gerichtet und schließt mit der Frontalebene einen Winkel von etwa 40 Graden ein. Links steht der Vorderrand des Seitenlappens etwa 1 cm höher als der dorsale Rand. Dieser Höhenunterschied prägt sich in der Neigung der linken Intestinalfläche nach unten und vorn aus. Der Magen hinterließ in querer und sagittaler Ausdehnung wenig tiefe Höhlungen. Die rechte Hälfte

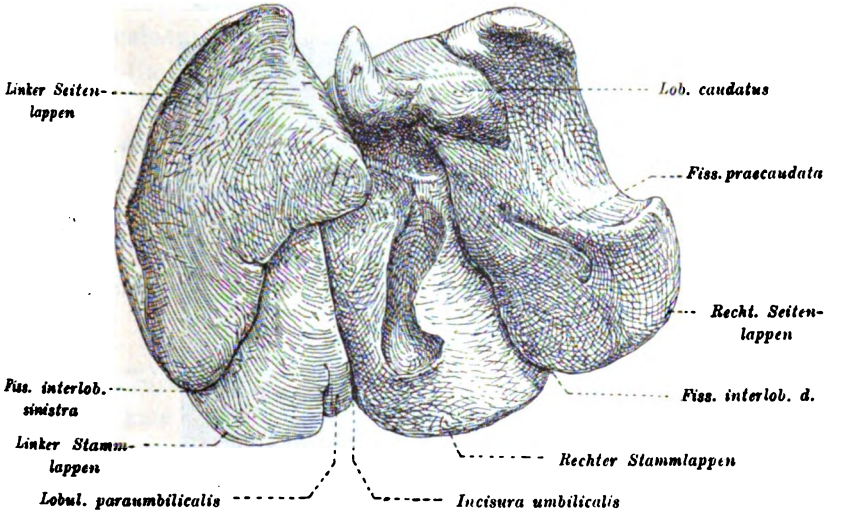
Digitized by Google

der Intestinalfläche schließt mit der horizontalen einen wegen der Unregelmäßigkeit der Fläche nur schwer genau zu bestimmenden Winkel ein. Ich schätze ihn auf 155 Grad, wenn der vordere Abschnitt, auf ungefähr 130 Grad, wenn der dorsale Abschnitt der Intestinalfläche in Betracht gezogen wird. Der Hohlvenenlappen ist als Lobus caudatus quer gestellt; seine Vorderwand fällt steil ab und bildet mit dem rechten Seitenlappen eine Nische. Die stark gehöhlte Impressio renalis dextra ist von scharfen Kanten begrenzt, welche in die Horizontale fallen. Der quere Durchmesser der Nierengrube kommt dem sagittalen an Größe gleich.

Macacus nemestrinus (Fig. 44).

b. Größte Breite sowie größter dorso-ventraler Durchmesser betragen je 6,8 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist 1 : 1. Die rechte Leberhälfte erreicht einen Tiefstand von 6,4 cm bei einer Gesamthöhe des Organs von 7,5 cm. Die linke Leberhälfte ragt mit ihrem

Fig. 44.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus nemestrinus*, von unten und links gesehen. 2/1.

Seitenrande nur 1,1 cm herab. Die Höhe der Leber beträgt links also nur den siebenten Teil der Gesamthöhe, rechts hingegen den 6/7 Teil. Die linke Hälfte der Intestinalfläche liegt im lateralen Abschnitte horizontal; sie fällt medianwärts nach rechts ab. Ihr vorderer Rand steht 1,2 cm höher als ihr dorsaler, so daß die Fläche

Digitized by Google

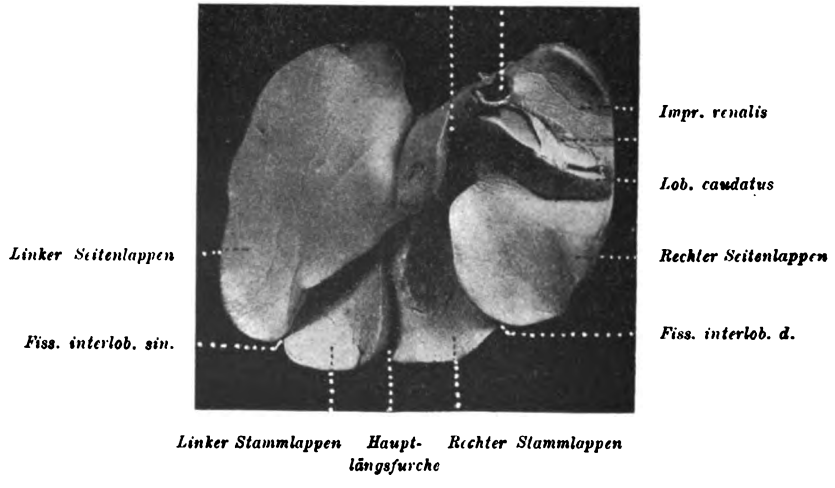
nach abwärts und ein wenig nach vorn geneigt ist. Der linke Stammlappen fällt nach rechts steiler ab und bildet mit der rechten Hälfte eine einheitliche schräg gestellte Fläche, welche mit der Horizontalen einen abwärts offenen Winkel von 130 Graden einschließt. Die rechte Fläche steht senkrecht zur Frontalebene.

Der an Umfang stark beschränkte Lob. venae cavae wendet seine Spitze nach vorn und rechts. Die Impr. renalis gehört hauptsächlich dem rechten Seitenlappen an; sie ist sagittal gestellt und greift auf den Dorsalteil des rechten Leberrandes über, an welchem eine ansehnliche Einziehung deutlich wird. Diese ist besonders gut bei der rechten Seitenansicht erkennbar (Fig. 20).

Macacus cynomolgus (Fig. 45).

a. Die größte Breite der Intestinalfläche beträgt 5,2 cm (man vgl. Fig. 22); sie verhält sich zum 4,6 cm großen sagittalen Durchmesser wie 1,13 : 1. Der rechte Leberrand, welcher sie begrenzt, steht 3,5 cm

Fig. 45.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus cynomolgus*, von unten gesehen. 1/1.

tiefer als der linke an entsprechender Stelle. Darin drückt sich der steile Abfall der rechten Hälfte der Fläche aus. Die Gesamthöhe beträgt 4,8 cm, die Höhenentwicklung der linken Leberhälfte verhält sich zur ersteren wie 1 : 3,4. Die linke Fläche, durch den Lob. lat. sin. gebildet, ist in querer Richtung leicht ausgehöhlt und in dorso-ventraler

Digitized by Google

Ausdehnung beinahe eben. Sie steht ventral um 1,5 cm höher als dorsal und bildet mit der Horizontalen einen ventralwärts offenen Winkel von etwa 25 Graden. Der Vorderrand der Leber steht links dementsprechend höher als der linke Dorsalrand. Darin drückt sich die größere Volumsverminderung des linken Seitenlappens im Ventralabschnitte aus. Die steil abfallende rechte Hälfte der Intestinalfläche steht nahezu senkrecht zur Frontalebene; sie bildet mit der Horizontalen einen Winkel von 130 Graden. Sie ist unregelmäßig gestaltet und entbehrt einer ausgesprochenen Höhlung in sagittaler sowie in querer Richtung. An ihr beteiligen sich Stamm-, rechter Seiten- und Hohlvenenlappen. Letzterer stellt mit dem Lob. later. dexter eine Nische her, in welcher das Duodenum eingelagert war. Eine sagittal gestellte stark ausgeprägte Impressio renalis dextra ist vorn durch den Hohlvenenlappen, hinten durch den Lob. lat. dexter abgegrenzt. Die Lappenränder, welche die Impr. renalis begrenzen, fallen in die Horizontale.

Die Leber ist rechterseits umfangreich, links an Größenausdehnung hingegen sehr zurückgeblieben (Fig. 21). Dies Mißverhältnis bedingt eine starke Asymmetrie an der Intestinalfläche. Das Organ gleicht in dieser Beziehung demjenigen von *Cerc. cephus* (juv.) der Fig. 9. Eine weitere Umbildung hat sich durch die hochgradige Einschrumpfung des ventralen Teiles am Lob. lat. sin. eingestellt, wodurch der Vorderrand höher als der dorsale Rand und die Impr. gastrica in sagittale Richtung schräg zu liegen kamen.

b) Sehr ähnliche Verhältnisse kehren an den verschiedenen, andern Objekten wieder. Eine wiederholt beobachtete Abweichung stellt sich in der Reduktion des vorderen Abschnitts des linken Seitenlappens ein, wodurch der linke Stammlappen an Feld gewinnt. Auf der Fig. 55 ist das Verhalten prägnant. Der linke Seitenlappen erhält hier einen vorderen, quergestellten Rand. — Das Verhältnis der Breite zum sagittalen Durchmesser beträgt am Exemplar der Fig. 24 und 25 1,4 : 1. Der linke Leberrand steht hier um 3,2 cm höher als der rechte. Der Winkel zwischen der Horizontalen und der rechten Seitenwand beträgt etwa 135 Grad.

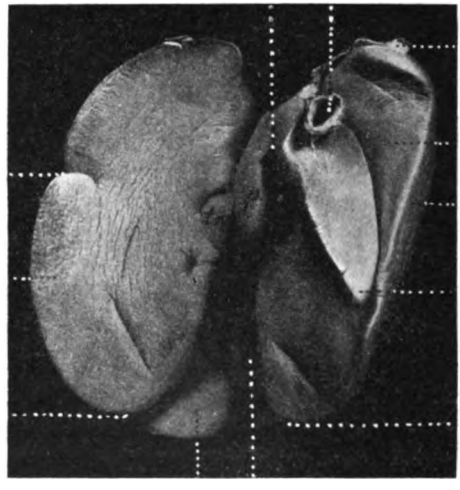
Macacus sinicus (Fig. 46).

a) Die größte Breite der Intestinalfläche beträgt 5,3, der größte dorso-ventrale Durchmesser 5,5 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist ungefähr 1 : 1. Der rechte Leberrand steht 3 cm tiefer als der linke. Die größte Höhenausdehnung bemißt sich rechts auf 5,2 cm. Die

Digitized by Google

Höhe der linken Leberhälfte bleibt also auf $^2/_5$ der Gesamthöhe beschränkt. Die Verschiedenheit der Größe beider Hälften kommt in dem steilen Abfalle der rechten Seite der Intestinalfläche zum Ausdrucke (vgl. Fig. 29). Der rechte Stamm-, der rechte Seitenlappen und der Lob. venae cavae bilden die rechte Flächenhälfte. Diese ist fast senkrecht zur Frontalebene gestellt und ist nach links und abwärts gekehrt, bei leichter Neigung nach vorn. Sie schließt mit der Horizontalen, in welche die linke Hälfte der Intestinalfläche fällt, einen Winkel von 140 Graden ein. Die rechte steile Fläche ist unregelmäßig gestaltet; sie entbehrt in querer sowie in sagittaler

Fig. 46.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus sinicus*, von unten gesehen. $^1/_1$.

Richtung einer irgendwie ausgesprochenen Höhlung, besitzt aber Eindrücke verschiedener Art. Die linke Flächenhälfte ist nahezu horizontal gestellt. Die Einlagerung des Magens in ihr hinterließ eine in querer und sagittaler Richtung ausgedehnte Höhlung. Der Ventralrand steht 0,6 cm höher als die dorsale Kante. Die Fläche fällt also dorsal in caudaler Richtung etwas ab. Dieser dorsale tiefere Stand der linken Leberhälfte bringt die hier in geringerem Umfange stattgehabte Rückbildung zum Ausdrucke. Die den dorsalen und

Digitized by Google

ventralen Rand verbindende Linie schneidet die Horizontale im Winkel von etwa 7 Graden.

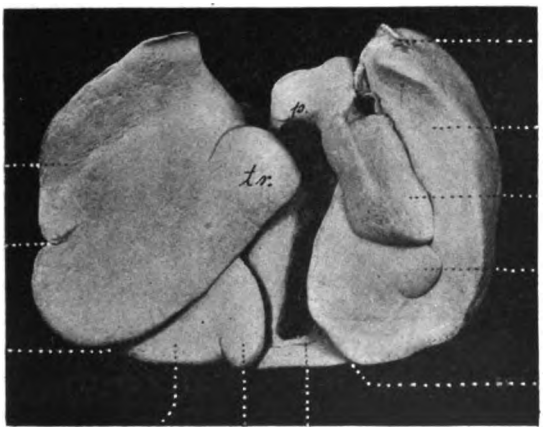
Eine Nische zwischen rechten Seitenlappen und Lobus venae cavae besteht nicht, da die Spitze des letzteren, wie auch Fig. 28 angibt, nach vorn abgewichen ist, und die Vorderfläche des Hohlvenenlappens sich unmittelbarer an die Fläche des Lob. later. dexter anschließt. Die Impressio renalis dextra ist groß und stark ausgehöhlt. Die Begrenzungsränder fallen in eine Horizontale.

Macacus sinicus (Fig. 47).

b) Die Leber ist in allen Teilen gut erhalten und macht den Eindruck, in ihrer natürlichen Form gehärtet zu sein. Sie weicht nicht unerheblich in der Form von den Organen andrer Affen ab.

Die größte Breite der Intestinalfläche beträgt 6,5, der dorsoventrale Durchmesser 5 cm, so daß das Verhältnis beider zueinander 1,3 : 1 ist. Der rechte Leberrand steht 4,2 cm tiefer als der linke,

Fig. 47.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus sinicus*, von unten gesehen. 1/1.

bei einer größten Höhenentwicklung der Leber von 5 cm. Die linke Leberhälfte hat stellenweise nur den sechsten Teil der Höhe des Gesamtorgans erreicht. Die linke Intestinalfläche ist in sagittaler Richtung leicht gehöhlt; sie geht in querer Richtung sehr allmählich und unmittelbar in die rechte Flächenhälfte über, indem sie nach rechts in caudaler Richtung abfällt (man vgl. Fig. 30). Dieser Ab-

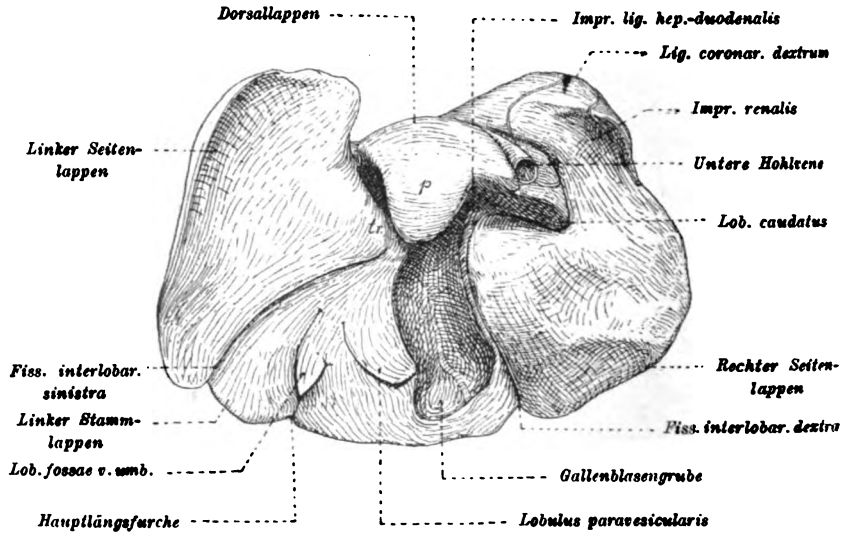
Digitized by Google

fall wird durch die rechte Fläche derartig fortgesetzt, daß die gesamte Intestinalfläche gleichmäßig nach links und abwärts gerichtet ist. Sie steht senkrecht zur Frontalebene und bildet mit der Horizontalen einen abwärts offenen Winkel von etwa 145 Graden. Der rechte Stamm- und rechte Seitenlappen sowie der Lobus venae cavae geben der rechten Hälfte der Intestinalfläche auch hier die Unterlage. Der Hohlvenenlappen ist mit seiner Spitze ventralwärts gerichtet, wodurch die geknickte Fläche zwischen ihm und dem Lob. later. dext. nach links verschoben ist, die Impressio renalis aber eine sagittale Ausdehnung erhalten hat.

Papio babuin (Fig. 48).

a) Die größte Breite der Intestinalfläche und der größte dorsoventrale Durchmesser betragen je 6 cm, so daß das Verhältnis beider zueinander 1 : 1 ist. Der rechte Leberrand ragt 4,8 cm tiefer herab als der linke (vgl. Fig. 38). Die Gesamthöhe der Leber mißt 6,8 cm,

Fig. 48.



Intestinalfläche der Leber von *Papio babuin*, von links unten gesehen. 2/1.

so daß für die linke Hälfte eine Ausdehnung von nur 2 cm übrig bleibt. Die Höhenausdehnung der linken Leberhälfte verhält sich zur Gesamthöhe wie 1 : 3,4. In Übereinstimmung mit den gegebenen Maßen fallen der Vorderrand der Leber sowie die rechte Intestinalfläche steil nach rechts und in caudaler Richtung ab.

Digitized by Google

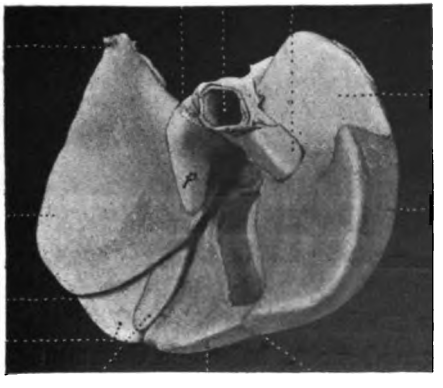
Der linke Teil der Intestinalfläche ist in querer Richtung etwas gehöhlt und nimmt nahezu eine horizontale Lage ein. Dabei ragt der Dorsalrand 0,6 cm tiefer herab als der scharfe vordere Rand, ohne daß die Horizontalstellung Einbuße erleidet. Die linke, intestinale Fläche schließt sich dem stark abfallenden rechten Flächenteile an. Letzterer ist nach links und abwärts ein wenig nach hinten geneigt. Er bildet auf diese Weise mit der Frontalebene einen stumpfen, nach hinten offenen Winkel. Der von der schrägen, rechten Intestinalfläche und der Horizontalen eingeschlossene Winkel mißt 135 Grad.

Der kurze Lobus venae cavae endigt in der Mitte des rechten Seitenlappens. Seine Spitze reicht nach rechts und vorn. Seine steil abfallende Vorderfläche steht nahezu senkrecht zu der sich ihr anschließenden Wandfläche des Lob. later. dexter. Die Impressio renalis dehnt sich zur rechten Seite des Lob. venae cavae und über diesen hinaus ventralwärts aus. Sie greift bis auf den rechten Leberrand über, an welchem sie eine Einziehung, sichtbar auf Fig. 48, hinterläßt. Die durch den rechten Seitenlappen gebildete Kante der Impr. renalis ragt tiefer herab als die freie, untere Kante des Hohlvenenlappens.

Papio babuin (Fig. 49, 34, 35, 36, 37).

b) Der Charakter der gesamten Intestinalfläche gleicht derjenigen des vorigen Objekts. Einige schärfere Ausprägungen heben sich je-

Fig. 49.



Lobulus paraumbilicalis *Recht. Stammlappen* *Fiss. interlobaris dextra*

Intestinalfläche der Leber von *Papio babuin*. $^2/_3$.

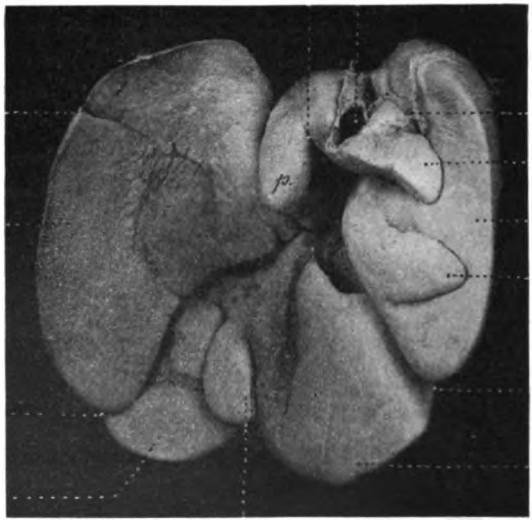
Digitized by Google

doch ab. Der Lobus descendens ist noch stärker verkürzt, ebenso der Lobus caudatus. Die Impressio renalis stellt sich als tiefe Grube dar, welche durch eine vordere scharfe Kante und den stummelförmigen Lob. caudatus abgegliedert ist. Sie dehnt sich auf den rechten Seitenrand aus und erzeugt hier die Incis. renalis (Fig. 35). Einige kleine Nebenläppchen sind sichtbar. Das Verhältnis der Breite zum dorso-ventralen Durchmesser ist 3 : 2 (7,5 : 5). Der rechte Leberrand steht 6 cm tiefer als der linke. Der Winkel zwischen der Horizontalen und der rechten Wand der Intestinalfläche beträgt 135 Grad.

Papio sphinx (Fig. 50).

Die große Übereinstimmung der ganzen Organe mit demjenigen von *Cynoc. babuin* prägt sich auch an der Intestinalfläche aus. Die größte Breite beträgt 6,5, der größte dorso-ventrale Durchmesser

Fig. 50.



Intestinalfläche der Leber von *Papio sphinx*, von unten gesehen.

6,3 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist also ungefähr 1 : 1. Der rechte Leberrand steht, bei einer Gesamthöhe des Organs von 6,5 cm, 3,8 cm tiefer als der linke. Der linke Abschnitt der Leber ist 2,7 cm hoch; seine Höhe zur Gesamthöhe ist 1 : 2,4 (vgl. Fig. 33).

Digitized by Google

Der Vorderrand der linken Hälfte steht 0,5 cm höher als die Dorsalkante. Die Fläche nimmt bei querer und sagittaler Höhlung eine horizontale Stellung ein. Sie fällt medianwärts stark ab und schließt sich hier der nach rechts abwärts geneigten rechten Intestinalfläche an. Diese steht nahezu senkrecht zur Frontalebene und schließt mit der Horizontalen einen abwärts offenen Winkel von 125 Graden ein.

Der kurze Lob. venae cavae (Lobus caudatus) erstreckt sich etwas weiter nach vorn und rechts als an der Leber von *Cynoc. babuin* auf Fig. 48. Die steile Vorderwand bildet mit der Fläche des rechten Seitenlappens, welche spitzwinklig zu ihr steht, eine Nische. Die Impressio renalis ist sagittal gestellt und öffnet sich ventralwärts. Weniger tief als bei *Babuin* in die Leber einschneidend, hat sie am rechten Leberrande keine Einziehung hervorgerufen. Von den Grenzkanten der Impr. renalis steht die dem Lob. venae cavae zukommende Kante 0,5 cm höher als diejenige des Lobus lat. dexter.

Die Intestinalfläche weist mancherlei Besonderheiten auf, welche bei der Behandlung der einzelnen Lappen Erwähnung finden.

c. Das Verhältnis des größten queren zum größten sagittalen Durchmesser der Intestinalfläche.

Da die Intestinalfläche der Leber bei den meisten untersuchten Tieren eine schiefe Stellung einnimmt, so ist, um mit übereinstimmenden Verhältnissen rechnen zu können, die untere Hohlvene für die Bestimmung der Durchmesser in Betracht gezogen worden, und zwar in der Annahme, daß die Hohlvene nahezu senkrecht im Körper gestellt ist, mithin auch für die Leber eine senkrechte konstante Achse abzugeben vermag. Die beiden betreffenden Durchmesser werden also rechtwinklig zur Hohlvenenachse gestellt zu denken sein. Der Querdurchmesser entspricht demnach ungefähr demjenigen des Körpers in der Lebergegend; er kann aber mit der Ausdehnung der schief gestellten Fläche in querer Richtung selbstverständlich nicht übereinstimmen. Der größte dorso-ventrale Durchmesser der Intestinalfläche trifft wegen deren Sagittalstellung mit der größten Flächenausdehnung ungefähr zusammen.

Was das Verhältnis der beiden Durchmesser zueinander betrifft, so ist dasselbe für alle untersuchten Formen ein ungefähr gleiches. Es ergab sich für:

Digitized by Google

Cercopithecus cephus	1,15 : 1
- -	1,1 : 1
- *petaurista*	1,4 : 1
- *talapoin*	1,01 : 1
Macacus cynomolgus	1,13 : 1
- - (Sihlh.)	1,08 : 1
- *sinicus*	1 : 1
- -	1,3 : 1
- *nemestrinus*	1 : 1
- -	1 : 1
Papio babuin	1 : 1
- -	1,3 : 1
- *sphinx*	1 : 1

Der Querdurchmesser ist in der Regel mit dem sagittalen Durchmesser gleich groß; er übertrifft denselben um ein Zehntel bei *Cercopith. cephus* und *Mac. cynomolgus*, um drei Zehntel seiner Länge bei *Macacus sinicus*.

Bei *Cercocebus fuliginosus* überwiegt der quere Durchmesser der Leber den dorso-ventralen Durchmesser nach BRADLEY (1903) nicht beträchtlich.

Die Größenverhältnisse wurden in gleicher Weise für Westaffen und Halbaffen festgestellt.

Für die Westaffen hat sich ergeben:

	Größter querer Durchmesser	Größter sagittaler Durchmesser	Verhältnis beider Durchmesser zueinander
Cebus capucinus	5,6	5,3	1,06 : 1
- -	4,6	4,3	1,07 : 1
- -	5,9	4,5	1,3 : 1
Ateles ater	8,2	6,0	1,36 : 1

Bei den Halbaffen finden sich ziemlich ähnliche Verhältnisse:

Nycticebus	3,	2,8	1,07 : 1
Tarsius spectrum	1,3	1,3	1 : 1
- -	1,3	1,4	1 : 1
Peridicticus	1,5	1,2	1,2 : 1
Microcebus	1,6	1,2	1,3 : 1

In allen drei Abteilungen beginnt das Größenverhältnis beider Durchmesser zueinander mit 1 : 1; es schließt mit 1,36 : 1 ab. Diese Schwankungen können aber auch individueller Art sein (*Cebus capuc.*,

Digitized by Google

Macac. sinicus), so daß aus den angegebenen Maßen auf eine bestimmte Veränderung des Organs bezüglich des Verhältnisses der Durchmesser zueinander bei den verschiedenen Arten mit Sicherheit nicht geschlossen werden kann. Es herrschen nahezu gleiche Verhältnisse bei den Prosimiern, Westaffen und den Cercopitheciden bezüglich der Breiten- und Tiefenausdehnung der Leber.

d. Neigungswinkel der rechten Wandung der Intestinalfläche zur Horizontalen.

Der von der rechten Intestinalfläche und der Horizontalen gebildete Winkel öffnet sich abwärts und nach links; er beträgt bei den untersuchten Ostaffen:

Cercopithecus cephus		etwa	90°
-	-	-	120°
-	*talapoin*	-	130°
-	*petaurista*	-	130°
Macacus cynomolgus		-	130°
-	-	-	135°
-	*sinicus*	-	140°
-	-	-	145°
-	*nemestrinus*	-	130°
-	-	-	155°
Papio babuin		-	135°
-	-	-	135° (Fig. 37)
-	*sphinx*	-	125°

Die *Cephus*-Leber mit dem Neigungswinkel von etwa 90 Graden nimmt eine Sonderstellung ein. An ihr steht der durch den Lobus centralis dexter gebildete Abschnitt der Intestinalfläche horizontal, indessen der auf den rechten Seitenlappen entfallende Abschnitt senkrecht abfällt und sogar eine konkave Fläche darbietet. Die Größe der Neigungswinkel schwankt bei den andern Organen zwischen 120 und 155 Graden. Die Variationsbreite beträgt also 35 Grade. Die individuelle Schwankung hält sich bei *Cercop. sinicus* und *Macacus nemestr.* zwischen 15 Graden.

Für die Westaffen hat sich folgendes ergeben:

Cebus capucinus	
a)	115°
b)	140°
c)	140°
Ateles ater	142°

Digitized by Google

Die Variationsbreite beträgt 27 Grad, wovon 25 Grad in die individuellen Schwankungen entfallen.

Für die Halbaffen ergaben sich bei:

Microcebus	90°
Peridicticus	110°
Nycticebus	120°
Avahi	122°
Tarsius	
a)	125°
b)	135°

Für alle Halbaffen gilt der übereinstimmende Zustand, daß der mediale Teil der rechten Intestinalfläche horizontal gestellt ist, der laterale Abschnitt jedoch, welcher bei *Microcebus*, *Peridicticus* und *Tarsius* durch den Lob. later. sin., bei *Nycticebus* und *Avahi* aber durch den Lob. later. dexter gebildet wird, steil abfällt. Dieses Verhalten tritt einzig und allein am Organe von *Cercop. cephus* wieder auf.

Die Variationsbreite des Neigungswinkels beträgt bei den Halbaffen 45 Grad. Die individuelle Schwankung ist bei *Tarsius* 10 Grad.

e. Die aus der Höhenstellung des linken unteren Leberrandes sich ergebende Höhe der linken Leberhälfte zur Gesamthöhe des Organs.

Alle Maße sind auch hier unter der Annahme festgestellt, daß die Senkrechte des Organs mit der Achse der unteren Hohlvene zusammenfalle.

Die linke Leberhälfte verhält sich zur Gesamthöhe bei:

Cercopithecus	*cephus*	wie 1 : 1
-	-	- 1 : 2
-	*talapoin*	- 1 : 2,4
-	*petaurista*	- 1 : 3,7
Macacus	*cynomolgus* (Sihlh.)	- 1 : 2
-	-	- 1 : 3,4
-	*sinicus*	- 1 : 2,6
-	-	- 1 : 6,2
-	*nemestrinus*	- 1 : 1,2
-	-	- 1 : 7
Papio	*babuin*	- 1 : 5,3
-	-	- 1 : 3,4
-	*sphinx*	- 1 : 2,4

Digitized by Google

Die linke Leberhälfte kann also einerseits die Höhe des Gesamtorgans beibehalten (*Cercop. cephus*), anderseits nur den siebenten Teil derselben betragen (*Macacus nemestr.*). Die individuellen Schwankungen sind groß; denn bei *Mac. nem.* liegt das gegenseitige Verhältnis zwischen 1 : 1,2 und 1 : 7. Immerhin ist aus der Tabelle zu entnehmen, daß bei den Ostaffen eine sehr starke Reduktion des linken Leberabschnittes einzutreten vermag, und daß dieser Zustand als der vorherrschende gelten darf.

Für die Westaffen hat sich das Verhältnis folgendermaßen herausgestellt:

		Höhe des linken Abschn.	Gesamthöhe
Cebus capucinus	1 : 1,3	3,4 cm	4,5 cm
- -	1 : 2,6	1,8 -	4,7 -
Ateles ater	1 : 2,4	2,7 -	6,5 -

Für die Halbaffen ergaben sich die folgenden Verhältnisse:

Nycticebus	1 : 1
Tarsius	1 ; 1
-	1 : 1
Peridicticus	1 : 1

Die Höhe des linken Leberabschnitts wurde hier im Verhältnisse zum rechten Abschnitte festgestellt, da die Gesamthöhe durch den rein dorsal gestellten Lobus venae cavae oft sehr erheblich zunahm, was auch durch den dorsal gelagerten Lob. later. dexter der Fall sein konnte (*Tarsius*). Es ist deshalb von den dorsalen, caudalwärts oft stark vorspringenden Abschnitten abgesehen worden, weil die Gesamthöhe bei den West- und Ostaffen mit der Höhe des rechten Abschnitts zusammenfällt.

Bei *Mikrocebus* steht der linke Leberrand tiefer als der rechte. Der Lob. lat. dext. nimmt eine dorsal vertikale Stellung ein, ebenso wie bei *Tarsius* und *Peridicticus*. Bei *Avahi* befindet sich der linke Leberrand bedeutend höher als der rechte. Das Verhältnis, welches den Stellungsunterschied zum Ausdrucke bringen sollte, konnte nicht genau festgestellt werden.

Der Vergleich der Tabellen miteinander ergibt die wichtige Tatsache, daß der linke Leberabschnitt bei den Halbaffen in der Regel eine gleiche Höhenausdehnung wie der rechte Abschnitt besitzt, daß er bei den Westaffen den 2,6 Teil der rechten Hälfte (zugleich der Gesamthöhe), bei den Ostaffen aber den siebenten Teil erreichen kann.

Digitized by Google

Der linke Leberabschnitt befindet sich also bei den Primaten auf dem Wege der Rückbildung. Das, was durch Zahlen nachgewiesen werden kann, stellt sich auch dem Beobachter durch den Vergleich des ganzen Habitus der Organe dar. Man wird nicht fehlgehen, wenn man einerseits alle diejenigen Zustände, in welchen der linke Leberabschnitt bei den Ostaffen eine verhältnismäßig große Höhenausdehnung zeigt, als ursprünglichere beurteilt, wenn man anderseits das stark reduzierte Höhenverhältnis wie bei *Macac. nemestr.* als den Ausdruck einer fortschreitenden Umänderung ansieht.

Nur aus dem Rahmen des Vergleichs von weit auseinander liegenden Zuständen, wie sie sich bei den Halbaffen und den Ostaffen finden, springt das Ergebnis deutlich hervor. Im engeren Kreise verwischt sich vermöge größerer Arten- und Individuenschwankungen das gewonnene Ergebnis leicht. Die Ursache hierfür ist wohl das weiche, gestaltungsfähige Organ, die Leber selbst. Die ausübende Kraft für die allmähliche Rückbildung des linken Leberabschnitts kann nur die Einlagerung des Darmkanals in die Intestinalfläche der Leber sein. Der Magen spielt dabei, wie mit Recht angenommen wird, fraglos die Hauptrolle.

f. Der durch die Speiseröhre an der Leber erzeugte Eindruck — Impressio (Incisura) oesophagea.

Die Einlagerung der Speiseröhre in die Dorsalwand der Leber betrifft den linken Seitenlappen und den Papillarteil des Lobus dorsalis (Lob. venae cavae). Die Speiseröhre liegt dabei hinter der Fossa ductus venosi, dem dorsalen Teile der Hauptlängsfurche.

Von den Wandungen der Impressio oesophagea gehen beiderseits in dorsaler Flucht und nach unten Fortsätze der beteiligten Lappen aus. Dieselben gestalten den einfachen Abdruck des Oesophagus an der Leber oft zu einem Einschnitte, zur Incisura oesophagea, um. Sie ist die Vorgängerin einer einfachen Impressio oesophagea. Die Begründung hierfür ist unter anderm auf Seite 541 des 29. Bandes und auf Seite 52 des 30. Bandes dieser Zeitschrift zu finden.

Da wir imstande sind, die Gestaltung der Leber in der Umgebung der Speiseröhre zu einer Incisura oder Impressio oesophagea zu beurteilen, so lassen sich die Befunde nach dem Grade ihrer Ursprünglichkeit ordnen. Die Anlagerung der Speiseröhre an die linke Wandfläche des Hohlvenenlappens kommt, so weit sie sich caudalwärts vom linken Seitenlappen einstellt, hier nicht in Betracht.

Digitized by Google

Die rechte Wandfläche der Incisur wird durch den Papillarteil des Lobus dorsalis (*L.v.c*), die linke Wandfläche durch den Lobus lateralis sinister gebildet.

Ein Einschnitt mit steilen Wänden ist erhalten geblieben bei: *Cercopith. cephus* (Fig. 1 und 2, 6 und 10), *Talapoin*, *Petaurista*, *Macacus nemestr.* (Fig. 19), *Mac. cynomolgus* (Fig. 22), *Mac. sinicus* (Fig. 29).

Der Einschnitt hat sich unter Rückbildung der linken Wandfläche zu einem einfachen flachen Eindrucke umgestaltet bei: *Mac. sinicus* (Fig. 31), *Papio sphinx* (Fig. 33), *Papio babuin* (Fig. 38).

Ein ähnlicher Zustand wurde unter den Prosimiern durch *Tarsius*, unter den Westaffen durch *Ateles* erreicht.

Den Erhaltungszustand der Höhenausdehnung der Incisura oesophagea können wir durch Zahlen zum Ausdruck bringen, indem wir das Verhältnis der Höhe der Incisur zur Breite der Leber berechnen.

Bei den Halbaffen war das Verhältnis wie folgt:

Nycticebus	1 : 1
-	1 : 2,1
Lemur nigrifrons	1 : 1,45
Peridicticus	1 : 3
Microcebus	1 : 4
Avahi	1 : 5,5
Tarsius	1 : 6,0

Bei einem Exemplar von *Tarsius* war der Einschnitt zum einfachen Eindrucke geworden.

Die Höhe der Incisura oesophagea kann also bei den Halbaffen einerseits der Breitenausdehnung des Gesamtorgans gleichkommen (*Nycticebus*), anderseits nur den sechsten Teil der letzteren betragen (*Tarsius*). Die individuellen Schwankungen sind nicht unbeträchtlich bei *Nycticebus*, wo die Incis. oesophagea der Breite der Leber oder nur deren Hälfte gleichkommt.

Bei den Hundsaffen finde ich die folgenden Verhältnisse von Höhe der Incisur zur Breite der Leber:

Macacus sinicus

a. (1,3 cm : 5,5 cm) = 1 : 4,2 (Fig. 29)
b. (1,0 cm : 6,2 cm) = 1 : 6 (Fig. 31)

Cercopithecus cephus

a. (1,8 cm : 8,8 cm) = 1 : 4,9 (Fig. 2)
b. (0,4 cm : 5 cm) = 1 : 12,5 (Fig. 10)

Digitized by Google

Cercopithecus talapoin
(0,8 cm : 4,8 cm) = 1 : 6
Cercopithecus petaurista
(0,7 cm : 5,0 cm) = 1 : 7
Macacus cynomolgus
a. (1,1 cm : 7,0 cm) = 1 : 6,4
b. (0,8 cm : 5,2 cm) = 1 : 6,3 (Fig. 21)
Papio sphinx
(0,8 cm : 6 cm) = 1 : 7,5 (Fig. 33)
Papio babuin
a. (0,8 cm : 7,0 cm) = 1 : 8,7
b. (0,6 cm : 6,5 cm) = 1 : 11 (Fig. 38)
Macacus nemestrinus
(0,5 cm : 7,5 cm) = 1 : 15 (Fig. 19)

Die Höhe der Incisur erreicht hier im günstigsten Falle den vierten Teil, im ungünstigsten Falle jedoch nur den fünften Teil der Breite des Organs. Individuelle Schwankungen können hochgradige sein. Bei *Cercopith. cephus* liegt z. B. die Grenze zwischen $^1/_5$ und $^1/_{12}$.

Aus dem Vergleiche der Befunde bei Halbaffen und Cercopitheciden springt die Tatsache hervor, daß die Höhe der Incis. oesoph. trotz der großen generellen und individuellen Schwankungen sehr erheblich abnimmt. Liegt die Spannweite des Größenverhältnisses bei den Halbaffen zwischen 1 : 1 und 1 : 6, so wird sie bei den Hundsaffen zwischen 1 : 4 und 1 : 15 gefunden. Sowohl der Beginn als auch das Ende der Breite sind bei den letzteren nach jener Richtung verschoben, welche eine Höhenabnahme der Incisur bedeutet. Mit dieser Abnahme nimmt die Rückbildung des linken Seitenlappens gleichen Schritt.

Je niedriger die Incisura oesophagea wird, desto breiter kann sie durch Auseinanderweichen ihrer dorsalen Wandungen nach rechts und nach links werden. Da, wo sie am breitesten geworden ist, gleicht sie einem flachen Eindrucke (Impressio oesophagea). Die Verbreiterung der Einlagerungsstelle der Speiseröhre in die Leber ist das Ergebnis fortschreitender Umgestaltung. Sie kommt, zahlengemäß durch das Verhältnis der Breite der Incisura (bzw. Impr.) oesophagea zur Breite der Leber festgestellt, einigermaßen zum Ausdrucke.

Das Verhältnis der Breite der Incisur zur Leberbreite beträgt bei den Halbaffen:

Digitized by Google

Microcebus	1 : 20
Nycticebus	
a.	1 : 8
b.	1 : 7
c.	1 : 6
Lemur nigrifrons	1 : 8
Avahi	1 : 5
Peridicticus	1 : 4
Tarsius	
a.	1 : 4
b.	1 : 3

für die Cercopithecidae:

Macacus sinicus		
a.	1 : 11	= (0,5 cm : 5,5 cm)
b.	1 : 6	= (1,0 cm : 6,2 cm)
Cercopithecus cephus	1 : 10	= (0,5 cm : 5 cm)
- *talapoin*	1 : 7	= (0,7 cm : 4,8 cm)
- *petaurista*	1 : 8,3	= (0,6 cm : 5,0 cm)
Papio sphinx	1 : 8	= (0,7 cm : 6 cm)
Macacus cynomolgus	1 : 7	= (0,7 cm : 5,2 cm)
- *nemestrinus*	1 : 7	= (1,1 cm : 7,5 cm)
Papio babuin	1 : 7	= (1,0 cm : 7 cm)
- -	1 : 6	= (1,0 cm : 6,5 cm)

Die nach den fortschreitenden Umgestaltungen aufgestellten Reihenfolgen stimmen, wie zu erwarten gewesen ist, für Halbaffen und Cynopitheken mit den vorhergehenden Tabellen ungefähr überein. Wir entnehmen aus der tabellarischen Übersicht, daß die Incisur unter Verminderung ihrer Höhe zugleich an Breite gewinnt. Dadurch, daß diese Erscheinungen unter ganz unmittelbarer Abhängigkeit des Ausbildungsgrades des linken Seitenlappens stehen, darf der Speiseröhrenabdruck an der Leber als ein wichtiges Symptom des jeweiligen morphologischen Höhenstandes einer Leber bei den Primaten gelten.

2. Seröse Doppelblätter zwischen Leber und Nachbarschaft.

1. Ligamentum coronarium hepatis.

Unter den serösen Bandapparaten spielt das Ligam. coronarium die wichtigste Rolle. Aus dem Verhalten seiner beiderseitigen Doppel-

Digitized by Google

blätter sind Rückschlüsse auf Umwandlungen gestattet, welche an den großen Leberabschnitten stattgefunden haben müssen. Die Stellungsart der beiderseitigen Schenkel kommt hierbei in Betracht, außerdem spielen der verschiedenartig enge Anschluß der beiden Lamellen des rechten Abschnittes des Lig. coronar. sowie die Fortsatzbildungen der rechten Lamelle des Bandes bedeutungsvolle Rollen. Das sichelförmige Aufhängeband der Leber und das Lig. hepatogastro-duodenale boten mir nicht viele Anhaltepunkte für eine besondere Besprechung, woraus Aufklärungen über die Formbildung des Organs zu schöpfen gewesen wären.

a. Rechter Abschnitt. Der rechte Schenkel besteht bei den Halbaffen und unter den Westaffen bei *Cebus* als geschlossenes Doppelblatt, welches nahezu senkrecht zwischen Leber-Ein- und Austrittsstelle der Hohlvene über die Dorsalfläche des Lobus lateralis dexter und Lobus venae cavae sich ausdehnt.

Dieses ursprüngliche Verhalten kehrt oftmals bei den Cercopithecinen wieder. Wir treffen es bei

Cercopithecus talapoin (Fig. 14) in einfachster Art an. Das Lig. coronar. dextr. ist in einer etwa in der Mitte lateralwärts ausbiegenden Linie zwischen Ein- und Austrittsstelle der Hohlvene festgeheftet. Beide Lamellen blieben in ganzer Ausdehnung fest aneinander geschlossen. In dieser Eigenschaft greifen sie caudalwärts auf die Dorsalfläche der Hohlvene über und bilden hier ein Lig. phrenicovenosum (Lig. cavo-phren.). Die primitive Befestigungsart fällt mit andern, nur hier wahrnehmbaren Einrichtungen zusammen. Zwischen Dorsal- und rechtem Seitenlappen dringt von der Bandanheftung eine tiefe Furche bis zur Vena cava vor. Sie trennt beide Lappen voneinander. Fernerhin ist die Fissura interlobaris later. dextra bis zur rechten Wand der Hohlvene ausgedehnt und erstreckt sich sogar längs derselben bis zur Austrittsstelle derselben aus der Leber aufwärts. Sie dringt hier 1 cm tief ein und trennt dadurch den rechten Stamm- vom Dorsallappen. Das rechte Blatt des Lig. coronar. dextr. setzt sich von der Anheftungsstelle als Spaltenwandung bis auf die Hohlvene fort und schlägt sich am Spaltengrunde auf die Serosa des Stamm- und rechten Seitenlappens fort. In diesem Verhalten hat sich auch im Bereiche des Dorsallappens in bemerkenswerter Weise ein Lig. cavo-phrenicum erhalten, welches mit der Einverleibung der Hohlvene in den Dorsallappen bei andern Formen zugrunde gegangen ist. Die Spalte zwischen Dorsal- und rechtem Seitenlappen geht dem Zustande der Verwachsung beider Lappen

Digitized by Google

dorsal von der Hohlvene, genetisch betrachtet, voraus. — Das Zusammentreffen verschiedener, primitiver Einrichtungen macht die *Talapoin*-Leber besonders wertvoll. Es sichert die Art unsrer Beurteilung vieler anatomischer Tatbestände, welche hieran anzuknüpfen sind.

Cercopithecus cephus der Fig. 10. Die Anheftungsstelle an der Leber liegt zwischen Ein- und Austrittsstelle der Cava inferior. Beide Blätter des Bandes liegen bei nahezu senkrechter Stellung direkt nebeneinander; sie springen caudalwärts auf Nebenniere und Hohlvene über. Die senkrechte Haltung ist etwas unterhalb der Höhe der Fissura interlobaris lateralis dextra durch eine Knickung der Anheftungsstelle nach rechts gestört. Die Knickungsstelle fällt mit der Abzweigung von Seitenfortsätzen zusammen. Die Leber von *Cephus* der Fig. 2 verhält sich sehr ähnlich. Die Abbiegung nach rechts ist in der Höhe der rechten Seitenspalte am stärksten ausgeprägt. Die Knickung der sonst senkrechten Anheftungsstelle machte hier einer rechts konvexen Biegung Platz. Die Abgangsstelle von Seitenbändern liegt an der Stelle der schärfsten Krümmung des Ligam. coronarium. Dasselbe geht als geschlossenes Doppelblatt auf die Hohlvene über.

Ein ebenfalls vollkommen geschlossenes Coronarband liegt bei *Cercopithecus petaurista* vor. Die Anheftungsstelle befindet sich senkrecht zwischen Ein- und Austrittsstelle der Hohlvene.

Bei *Macacus sinicus* der Fig. 29 wiederholt sich im wesentlichen der zuvor geschilderte Zustand. Die rechts gekehrte Knickung der Anheftungsstelle ist deutlich ausgeprägt; sie ist gegen die Fiss. later. dextra gekehrt. Das Coronarband ist durch sie in einen oberen und in einen unteren Abschnitt geschieden. Von der Knickungsstelle geht ein horizontal gestelltes, vom unteren Abschnitte geht ein schräg gelagertes Seitenband aus.

An den Organen andrer untersuchter Thiere ist der enge Zusammenschluß der beiden Bandlamellen aufgehoben. Die Blätter sind streckenweise oder in der ganzen Ausdehnung auseinander gewichen. Dadurch ist diejenige Abänderung eingetreten, welche unter den Westaffen bei *Ateles* angetroffen worden ist.

Bei *Macacus cynomolgus* (Fig. 21) findet sich eine erste Andeutung der Entfernung der Lamellen voneinander. Unter der Austrittsstelle der Cava inferior aus der Leber ist das Band geschlossen und senkrecht gestellt. Weiter caudal entfernen sich beide Lamellen voneinander. Das linke Blatt zieht direkt caudalwärts, das rechte

Digitized by Google

schräg nach unten und rechts. Etwas unterhalb der Höhe der rechten Seitenspalte gehen zwei seitliche Fortsätze von der rechten Lamelle aus. Der untere dieser Fortsätze ist schräg abwärts, der obere quer aufwärts gerichtet. Die rechte Lamelle des Coronarbandes ist weiter aufwärts in senkrechter Richtung an der Leber festgeheftet und so zur Eintrittsstelle der Hohlvene verfolgbar, wo sie mit der linken Lamelle wieder zusammentrifft. Das von der Serosa nicht überzogene, auf der Figur punktierte Feld der dorsalen Leberfläche ist dreieckig; es ist 1 cm hoch und unten an der Basis 0,8 cm breit.

Der anatomische Befund von *Cercopithecus patas* ist hier anzureihen. Das serosafreie Feld ist dreieckig. Die Basis von 1,5 cm Länge befindet sich unten; die Spitze ist aufwärts gekehrt. Die Höhe des Feldes (1,2 cm) beträgt ein Drittel der Länge des Dorsallappens, welcher von der Austrittsstelle der Hohlvene gemessen ist. Zwei Drittel des Lig. coronar. bleiben also geschlossen, unverändert.

Bei *Macacus sinicus* der Fig. 31 sind beide Lamellen in ganzer Ausdehnung auseinander gewichen. Das dadurch vom serösen Überzuge befreite Feld ist unten 3 mm breit. Auf die Hohlvene setzt sich das Band caudalwärts mit geschlossenen Lamellen fort. Die rechte Lamelle ist etwas unterhalb der Höhe der Fissura later. dextra quer nach rechts ausgezogen, um einen quer gestellten, bis an die rechte Seitenspalte ausgedehnten Fortsatz ausgehen zu lassen. Einen zweiten Fortsatz bildet das rechte Blatt weiter unten nahe dem Dorsalrande der Leber.

Macacus nemestrinus (Fig. 19). Die linke Lamelle heftet sich in einer Senkrechten zwischen Cava-Ein- und Austrittsstelle an der Leber fest. Das rechte Blatt des Coronarbandes ist von der Vorderfläche der austretenden Hohlvene quer zur Fissura lateralis dextra zu verfolgen. Hier ist es mit einem kurzen Seitenfortsatze versehen. Es gelangt zuerst steil abwärts, dann im Bogen median- und abwärts und erreicht, nach der Entsendung eines zweiten, sehr steil zum unteren Leberrand verlaufenden Fortsatzes, die rechte Wandfläche der Hohlvene. Die Entfernung beider Lamellen voneinander erreicht oben eine Breite von 1,1, unten von 0,35 cm.

Papio babuin (Fig. 38). Das hier gefundene Verhalten entspricht ungefähr demjenigen von *Nemestrinus*. Die rechte Lamelle ist im oberen Teile unter einem spitzen Winkel gegen die rechte Seitenspalte gerichtet. Das hängt damit zusammen, daß die rechte seröse Lamelle die austretende Hohlvene noch einen größeren Teil von deren rechten Fläche bekleidet, bevor sie lateralwärts ausbiegt.

Digitized by Google

Die Anheftungsstelle des rechten Blattes greift auf die Hohlvene, Nebenniere und auf die untere Fläche des Proc. caudatus des Hohlvenenlappens über. Die Anheftung der linken Lamelle erfolgt in einer Senkrechten zwischen Ein- und Austrittsstelle der Cava inferior. Das von der Serosa nicht überzogene, auf der Fig. 38 punktierte Feld ist oben etwa 1,1 cm breit; es verschmälert sich abwärts bis auf 3 mm. Seine Höhenausdehnung beträgt 1,3 cm.

Papio sphinx (Fig. 33). Die linke Lamelle heftet sich in einer Senkrechten an der Leber fest. Das rechte Blatt des Lig. coronar. ist vom linken Blatte weit entfernt. Von der Austrittsstelle der Cava inf. aus der Leber zieht das rechte Blatt direkt quer bis zur Fissura later. dextra. Es läßt hier über sie hinaus noch einen kurzen Fortsatz von sich ausgehen; dann zieht es senkrecht caudalwärts, bildet nahe dem unteren Leberrande einen zweiten, kurzen, schräg gerichteten Fortsatz, um dann quer medianwärts auf Nebenniere und die untere Fläche des Proc. caudatus überzugreifen. Das von der Serosa nicht bedeckte Feld der Leber ist etwa 1,7 cm breit und 2 cm hoch.

Die Entfernung der beiden Lamellen des rechten Abschnitts des Ligam. coronarium voneinander hat hier das höchste, mir bekannt gewordene Maß erreicht.

Der rechte Schenkel des Kranzbandes ist ursprünglich bis auf den unteren Ausläufer des Hohlvenenlappens ausgedehnt. Das findet sich bei den Halbaffen und kann bei den Westaffen wiederkehren (*Cebus*). Mit der Rechtsverlagerung des unteren Abschnitts des Lobus venae cavae, zugleich also mit der Ausbildung eines schärfer abgesetzten und auch wohl selbständig sich gestaltenden Caudallappens, kann das seröse Doppelblatt auf diesen dadurch, daß es nach rechts mit ausgezogen wird, sich kontinuierlich forterstrecken. Wo ein solches Verhalten auch immer angetroffen wird, da ist es als Rest eines primitiven Übertretens des Lig. hepato-cavo-phrenicum (Lig. coron.) auf den unteren Abschnitt des Hohlvenenlappens zu betrachten. In dieser Eigenschaft wurde das Doppelblatt unter den Westaffen bei *Cebus* (Op. cit. Fig. 12) und *Ateles* (Fig. 16) angetroffen. Die Ostaffen bewahren einerseits den Verband der serösen Duplikatur mit dem rechts gestellten Lobus caudatus, können ihn anderseits vollkommen einbüßen. Dies vollzieht sich in der Weise, daß das primitive, seröse Band am Lob. caudatus zu dem hochgradig abgeänderten Verhalten im höheren Gebiete des Lig. coronarium sich gesellen kann.

Digitized by Google

Das seröse Band geht vom Caudallappen auf die seröse Hülle der rechten Niere über. Es ist hier ein Lig. caudato-renale. Der Caudallappen empfängt also eine Befestigung an der Niere, so daß wir annehmen dürfen, daß bei der Lageveränderung der Leberlappen gegeneinander der Lob. later. sin. sich auf dem Lob. caudatus zu verschieben vermöge. Der Caudallappen wird durch die Beziehungen zu der in der Lage unveränderlichen Niere ebenfalls nur geringen Schwankungen in der Lagerung unterliegen können.

A. Keith (1899) hat auf die Unterschiede der Leber-Anheftung an die dorsale Bauchwand bei den niederen und höheren Primaten hingewiesen. Bei den niederen Affen geschieht diese Anheftung nach Keith durch ein seröses Doppelblatt, welches etwa in die Medianebene des Körpers fällt und dorsal von der unteren Hohlvene das Zwerchfell erreicht. Das Befestigungsfeld ist schmal. Ein rechtes Seitenband soll nur in beschränkter Ausdehnung bestehen. Keith teilt die zutreffende Beobachtung mit, daß die Leber der Anthropoiden wie beim Menschen an die hintere Bauchwand fester angefügt, daß das Berührungsfeld des Organs mit der Dorsalwand ein sehr ausgedehntes ist. Gleichzeitig mit der festeren Verbindungsart soll die Lappung der Leber bei den Anthropoiden verschwinden. Als Ursache für diese Erscheinungsreihe wird der Erwerb des aufrechten Ganges angegeben.

Peritonealduplikaturen zwischen Dorsallappen und Duodenum (bzw. Lig. hepato-duodenale).

Bei *Cercopithecus patas* finde ich drei strangförmige seröse Doppelblätter, welche von der Ventralfläche des Dorsallappens ausgehen, um nach kurzem und freiem Verlaufe in das dorsale Blatt der Serosa des Ligam. hepato-duodenale überzugehen. Es handelt sich hier um wohl ausgebildete ligamentöse Apparate, welche, was ausdrücklich hervorgehoben werden soll, keine pathologischen Verwachsungen sind. Der untere Strang geht vom unteren, freien Rande des Dorsallappens rein ventral da aus, wo die Hohlvene in den Lappen eintritt. Der mittlere Strang setzt sich von der die linke vordere Wand des Dorsallappens überziehenden Serosa fort. Die Ansatzstellen beider Stränge sind 0,6 cm voneinander entfernt. Sie gehen nach kurzem freien Verlaufe vereinigt in die hintere seröse Lamelle des Lig. hep.-duoden. über.

Eine dritte seröse Brücke ist ein sehr dünner Strang, welcher unweit der Pforte angetroffen wird.

Digitized by Google

Es kann sich hier nur um Reste einer Peritonäalduplikatur handeln, welche in ausgedehnterem Maße zwischen Hohlvene und Dorsallappen einerseits und dem Duodenum anderseits sich ausgedehnt hat.

Derartige Einrichtungen treten bei Prosimiern und Westaffen in einem geschlossenen serösen Doppelblatte auf, welches die direkte caudale Fortsetzung des Lig. coronarium dextrum auf die hintere Wand der Hohlvene ist. Von deren Vorderwand hebt sich die Serosa als Doppelblatt ab und zieht zum Duodenum und Lig. hepato-duodenale. Durch den Übergang auf das Duodenum ist dieser Bandabschnitt ein Lig. cavo-duodenale. Mit der Reduktion des unteren Abschnitts des Lobus venae cavae und der festeren Anlage der Hohlvene an die dorsale Bauchhöhlenwandung erlischt der seröse Apparat bei den Cercopithecidae in der Regel. Er hat sich hier in den zwei Brücken andeutungsweise erhalten, an Stellen, wo die Serosa beim Menschen glatt von der Leber vor die Hohlvene zum Duodenum als Lig. hepato-cavo-duodenale sich begibt.

Es ist wahrscheinlich, daß die genannten Reste einer alten Einrichtung bei aufmerksamer Feststellung der Befunde sich öfters bei den Cercopitheciden werden nachweisen lassen. Ich bin erst zu spät auf den ausgesprochenen Fall bei *Patas* gestoßen, so daß ich keine Acht auf die Gegend gegeben und seröse Brücken vielleicht auch als pathologische Verwachsungen nicht richtig eingeschätzt habe.

Fortsetzung des Lig. coronarium auf den Lobus caudatus (Ligam. caudato-renale).

Macacus cynomolgus. Das rechte Blatt der serösen Duplicatur ist von der Dorsalfläche der Hohlvene als Doppelblatt auf den Lob. caudat. ausgezogen (Fig. 45). Die Ausdehnung geschieht fast bis zu dessen Spitze. Die Anheftungsstelle der Ventrallamelle dieses Lig. lobi caudati reicht bis zur unteren Leiste des Lappens. Der Umstand, daß 1) das Lig. lobi caudati von der Hohlvene ausgeht, 2) völlig abgetrennt ist vom serosafreien Felde der Dorsalfläche der Leber, 3) sich bis zur Spitze des Lappens ausdehnt, kann irrtümlicherweise als das Erhaltensein eines ursprünglichen Verhaltens ausgegeben werden, in welchem der Process. caudatus senkrecht vor der unteren Hohlvene sich befunden habe, und die Serosa als Doppelblatt von der letzteren bis zum unteren, spitzen Ende des Hohlvenenlappens gelangt sei. Die seröse Bildung hätte sich nach der Ausdehnung des Hohlvenenlappens nach rechts, wodurch er zum Lobus caudatus geworden wäre, erhalten; sie hätte

Digitized by Google

sich sogar bis zum Lateralrande der Leber, wo die Spitze des Caudallappens sich befindet, ausgedehnt.

Eine derartige Deutung des Lig. caudato-renale darf wohl zurückgewiesen werden, da die Organe von *Cynomolgus* ihrem ganzen Wesen nach nicht die ursprünglichen Einrichtungen mehr tragen. Diese sind vielmehr an der Leber der *Cercopithecus*-Arten erhalten geblieben. Maßgebend für die Beurteilung ist der einfache anatomische Befund von *Cercopith. talapoin* (Fig. 41). Dieser Form kommt das einfachste Verhalten des Lig. coronarium dextrum zu. Ihr fehlt außerdem jegliche Andeutung eines Lig. caudato-renale. Es ist ausgeschlossen, daß ein solches einer Rückbildung unterbreitet gewesen sei. Bei *Cercopithecus cephus* und *petaurista* wird die Fortsetzung eines serösen Doppelblattes neben dem Bestehen eines primitiven, geschlossenen Coronarbandes ebenfalls vermißt, während bei *Patas* ein solches besteht. Bei ihm ist aber das Lig. coron. dextr. stark abgeändert, so daß der ganze Befestigungsapparat der rechten Leberhälfte an Zwerchfell und an Niere nicht als Ausgangspunkt der Betrachtung für andre anatomische Zustände hingenommen werden kann.

Das Lig. caudato-renale ist eine Sekundärbildung und drückt den höheren Grad der Befestigung der Leber an der Bauchhöhlenwand aus. Der Befund bei *Cynomolgus* (Fig. 45) stellt das Ende einer Reihe dar, an deren Anfang derjenige von *Talapoin* steht. Es reihen sich in absteigender Richtung an den *Cynomolgus*-Befund die folgenden an:

Bei *Macacus nemestrinus* ist ein durch die rechte Lamelle des Ligam. coronarium gebildetes Doppelblatt ebenfalls bis zur stumpfen Ecke des Lobus caudatus ausgesponnen, welcher bis zum Lateralrande der Leber sich ausdehnt. Dieser progressive Zustand entwickelte sich hier neben dem oben geschilderten abgeänderten, welcher durch das starke Auseinanderweichen beider Blätter des Lig. coronarium zustande kam.

Cercopithecus patas. Das Caudallappenband (Lig. caudato-renale) dehnt sich von der Hohlvene über die Mitte der Nierenfläche in einer Ausdehnung von 1,4 cm aus. Da die Länge des Lobus caudatus 2,3 cm beträgt, so nimmt die seröse Duplikatur $^3/_5$ des letzteren ein. Die Lamellen sind 2—3 mm voneinander getrennt. Dies Verhalten ist mit Bestehen eines breiten serosafreien Feldes am Lig. coronarium gepaart, so daß auch hier in oberen und unteren Distrikten Weiterbildungen sich eingestellt haben.

An einem Exemplar von *Macacus sinicus* finde ich ein Lig. cau-

Digitized by Google

dato-renale, welches sich nur zum Wurzelstücke des 2,5 cm langen Lappens erstreckt, und zwar in Ausdehnung von 4 mm rechts von der Hohlvene (Fig. 46). Hier trifft Ursprüngliches am Lig. coron. dextr. (Fig. 29) mit den ersten Anfängen einer Sekundärerscheinung am Caudallappen zusammen. Andre Tiere besitzen kein Lig. lobi caudati. Da cranialwärts beide Lamellen des Lig. coronar. an dem Exemplare der Fig. 31 auseinander gewichen sind, so liegt am Lig. coronarium Abgeändertes, am Caudallappen Ursprüngliches vor. Bei *Cercop. cephus* der Fig. 39 und 40 fehlt ein seröses Band des Caudallappens, welcher wie bei *Talapoin* den Lateralrand der Leber erreicht, vollkommen. Neben dem ursprünglichen, geschlossenen Zustande des serösen Doppelbandes im oberen Gebiete ist also auch am Caudallappen noch kein Fortschritt zu verzeichnen.

Der Lobus caudatus der *Papio*-Arten ist kurz und gedrungen. Im oberen Gebiete des Lig. coronarium liegen die stärkst bekannt gewordenen Abänderungen vor, und gleichzeitig wird unten ein Ligam. lobi caud. angetroffen. Bei *Babuin* (Fig. 38) geht dasselbe von der Cava inf. aus und dehnt sich 0,7 cm über den 1,2 cm langen Lob. caudatus aus. Dabei entfernen sich die beiden Blätter des Bandes voneinander, ein serosafreies Feld umgrenzend. Bei *Sphinx* springt die rechte Lamelle des Lig. coron. vom Lob. lat. dext. aus zur Bildung eines Lig. lobi caudati auf den Caudallappen über (Fig. 33). Die Serosa gelangt von ihm zur Vorderfläche der Hohlader. Beide Blätter des Lig. caudato-renale sind bis auf eine kurze geschlossene Duplikatur, welche die Dorsalkante des Lappens erreicht, weit voneinander getrennt. Das dadurch entstandene dreieckige, von der Serosa nicht bedeckte Feld ist 0,5 cm breit. Die größte sagittale Ausdehnung hat eine gleiche Ausdehnung. Der 1 cm vom Lateralrande der Leber sich entfernt haltende Caudallappen erreicht eine Länge von 1,5 cm. Beide *Papio*-Arten tragen also sowohl Abänderungen im oberen als auch progressive Zustände im unteren Gebiete des Lig. coronarium. Das Lig. lobi caudati liegt nicht mehr in einer einfachen Gestaltung vor, ist vielmehr durch Auseinanderweichen beider Blätter in gleicher Weise wie das Lig. coronar. im oberen Gebiete umgewandelt. Bei *Sphinx* besteht ein geschlossenes Lig. caudato-renale nur noch andeutungsweise. Das serosafreie Feld am Lobus caudatus geht bei beiden Formen in dasjenige des Lob. lat. dexter über. Der Zusammenhang des serosafreien Feldes ist bei *Sphinx* weiter vorgeschritten als bei *Babuin*.

Digitized by Google

Fortsatzbildungen der rechten Lamelle des Lig. coronarium auf den rechten Seitenlappen.

Solche bestehen als seröse Duplicaturen und sind zwischen Leber und Dorsalwand der Bauchhöhle (Zwerchfell) ausgespannt. Ihre Bedeutung beruht in dem festeren Anschlusse des Organs an die Bauchhöhlenwandung. Sie werden bei Halbaffen zuweilen vermißt (Fig. 7, 11, 19, *Nycticebus*, *Peridicticus*, *Tarsius*), treten anderseits bei ihnen in voller Entfaltung auf, und zwar in einem Bande, dessen Anheftung am Lob. later. dexter bis zu dessen unterem Rande ausgedehnt sein kann (Op. cit. Fig. 5 und 23, *Nycticebus*, *Avahi*). In ersten Andeutungen besitzt es *Microcebus* (Fig. 25). Das Band ist zuweilen gegabelt. Bei *Lemur nigrifrons* (Fig. 17) ist dies der Fall. Der eine Schenkel verlief als geschlossene Duplicatur quer über die Leber zur Spalte zwischen Lob. lat. dext. und Lob. caud.; der andre zweigte sich ab und verlief senkrecht gegen den unteren Rand des Lob. caudatus. Dieser Zustand gleicht betreffs des Bestandes eines gegabelten Bandes einem Entwicklungsstadium der niederen Ostaffen; er unterscheidet sich aber durch die Anheftung des Bandes am Lob. caudatus von letzteren.

Unter den Westaffen besteht bei *Cebus* wiederum nur eine einfache Fortsatzbildung, welche von der rechten Lamelle des geschlossenen Lig. coronar. ausgeht und über die Dorsalfläche des Lob. later. dexter bis zu dessen unterem Rande sich ausdehnt (1902, Fig. 8, 13). Die Übereinstimmung mit Befunden bei Halbaffen ist ersichtlich. Bei Ostaffen wird der niedere Zustand im Bestehen eines einfachen Fortsatzes zuweilen angetroffen (*Cercop. talapoin*, *Cercop. petaurista*). Die Beziehung des Bandes zur Fissura later. dextra ist eine ausgesprochene.

Bei *Ateles* geht vom rechten Blatte des Lig. coronar. ebenfalls nur eine selbständige Duplicatur aus (1902, Fig. 4), welche in Anpassung an den mächtig entfalteten Lob. caudatus an diesem befestigt ist. Der Tatbestand ist dem bei *Lemur nigrifrons* vergleichbar; bei beiden Tieren findet man die Anheftung am Caudallappen. Bei Cercopithecinae wurde Ähnliches bisher nicht beobachtet. Die Befunde bei ihnen lassen sich vielmehr angliedern an die indifferenteren Einrichtungen, welche bei *Nycticebus*, *Avahi* und *Cebus* bestehen. In den ausgesprochen progressiven Fällen lassen sich ein oberer und ein unterer lateraler Fortsatz des Coronarbandes feststellen. Der obere Fortsatz pflegt gegen das Dorsalende der rechten Seitenspalte

Digitized by Google

zu gelangen, der untere Fortsatz aber längs des dorsalen Leberrandes sich auszudehnen. Der Gewinn von Befestigungspunkten der Leber an der Bauchhöhlenwandung kann ein sehr großer werden.

Ich führe die Befunde nach ihrer genetischen Aufeinanderfolge vor.

Das einfachste Verhalten finde ich bei:

Cercopithecus talapoin (Fig. 14). Das Lig. coron. zerfällt in einen oberen und einen unteren Abschnitt. Der obere heftet sich neben der abnorm ausgedehnten Fiss. later. dextra fest. Er ist gegen den unteren Abschnitt durch eine seitwärts gerichtete Ausbiegung abgesetzt. Die Knickung fällt zusammen mit dem Beginn der queren Verlaufsstrecke der Fiss. later. dextra. Die rechte Lamelle des Lig. coron. dextr. ist von der Knickung an in eine Duplicatur ausgezogen, welche etwa 8 mm dem oberen Rande des Lob. later. dextr. folgt, dann senkrecht abbiegt und auf der Dorsalfläche bis zur Mitte herabzieht. Dieser laterale Fortsatz des Coronarbandes ist die einzige Modifikation an ihm. Er hat die engste Beziehung zur rechten Seitenspalte, welcher er eine Strecke weit folgt.

Bei allen andern Formen ist die Fiss. lat. dextra neben der Hohlvene und eine Strecke weit rechts von ihr geschlossen. Dadurch unterscheidet sich auch *Cephus* von *Talapoin*. Trotz der Verschmelzung der Spaltflächen von Stamm- und Seitenlappen haben sich bei *Cephus* die Knickung am Coronarbande sowie der Ausgang des seitlichen Serosafortsatzes von dieser Stelle erhalten. Außerdem gelangt der seitliche Fortsatz zum Ende der Fiss. later. dext.; auch ein senkrecht gestelltes Doppelblatt erstreckt sich abwärts. Das Verhalten bei *Cephus* ist von dem bei *Talapoin* ableitbar.

Cercopithecus cephus (Fig. 10). An der Knickungsstelle des Lig. coronar. geht das durch die rechte Lamelle gebildete Doppelblatt aus; es spaltet sich nach etwa 1,5 mm langem Verlaufe in einen lateral- und aufwärts zur rechten Seitenspalte ziehenden Schenkel und in einen senkrecht nach unten, über den Lob. lat. dexter verlaufenden Zipfel von 0,6 cm Länge. Eine geringfügige Abweichung von diesem Tatbestande besteht bei

Cercopithecus cephus der Fig. 2. Die Abgangsstelle vom Lig. coronarium liegt etwas höher. Der Querteil vor der Gabelung ist länger und mißt 1 cm. Der zur seitlichen Fissur aufsteigende Schenkel steht wie der absteigende senkrecht zum Querstück. Sie sind zusammen 2 cm lang. Der absteigende Schenkel bleibt hier wie beim andern Exemplar vom Unterrande der Leber weit entfernt.

Cercopithecus petaurista. Die Abgangsstelle der seitlichen Dupli-

Digitized by Google

catur ist caudalwärts verschoben; sie bleibt vom unteren Leberrande nur 0,6 cm entfernt. Das Band ist durch diese Verschiebung des Ursprungs auch in seiner lateralen Ausdehnung verändert. Es ist zur dorsalen Ecke der rechten Seitenspalte verfolgbar. In seinem Verlaufe zerfällt es in drei Strecken. Zuerst ist das Band quer gestellt und ist ein Doppelblatt, 1 cm lang. Es folgt eine 0,7 cm lange, schräg aufwärts gewendete Strecke, an welcher das Doppelblatt als eine auf die Leber in lateraler Richtung ausgezogene Bildung erscheint. Sie setzt sich in eine dritte, aufwärts zum Ende der Fiss. lat. dextra gelangende, durch einen serösen Strang hergestellte Strecke fort, deren Länge 1 cm beträgt. — Der Tatbestand am lateralen Fortsatz des Lig. coronar. ist von demjenigen bei *Talapoin* und *Cephus* abzuleiten. Durch die Verlagerung der Abgangsstelle in caudaler Richtung ist die Duplicatur ausgezogen worden und, unter Bewahrung der ursprünglichen Beziehung zur Seitenspalte in einen queren und einen aufsteigenden Teil getrennt, von welchen der letztere sich wieder in einen schrägen und einen gerade aufsteigenden Schenkel gliedert. Der eine Teil erhielt sich als Doppellamelle, der andre andeutungsweise in Anheftungen an der Leber, verlor aber die Ausdehnung zum Zwerchfelle.

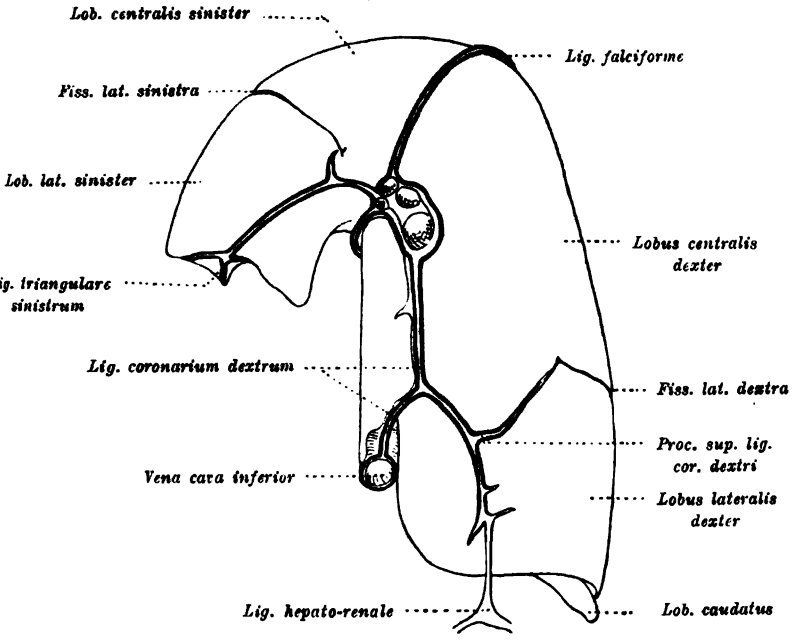
Der vorliegende Tatbestand zeigt, daß das Seitenband des Lig. coronar. aus einem Zustande hervorgegangen sein muß, wie er etwa bei *Talapoin* sich findet, daß die Beziehungen des Bandes zur rechten Seitenspalte hier nicht angebahnt werden, sondern hochgradig gelockert worden sind, und zwar unter Verlagerung der Abgangsstelle in caudaler Richtung. Diese Verlagerung kann für die verschiedene Ausbildung der Leberdistrikte oberhalb und unterhalb der Abgangsstelle des Seitenfortsatzes vom Lig. coronarium verwertet werden.

Cercopithecus callitrichus (Fig. 51). Das zwischen Ein- und Austrittsstelle der Vena cava inf. angeheftete Coronarband ist in der Mitte der Verlaufsstrecke geknickt. Diese Stelle entspricht dem Ausgangspunkte des seitlichen Fortsatzes der rechten Lamelle des Coronarbandes. Das Hauptband geht unten auf Hohlvene und rechte Nebenniere über. Der seitliche Fortsatz bildet mit dem unteren Abschnitte des Coronarbandes einen Winkel von 85 Graden; er dehnt sich bis zum unteren Leberrande aus und geht von hier aus direkt in den serösen Überzug der rechten Niere über. Der obere Schenkel des gegabelten Fortsatzes, die gegen die Fissura lateralis dextra gerichtete Duplicatur spaltet sich 1,3 cm unter der Ausgangsstelle im rechten Winkel vom senkrechten Strange ab, zieht lateral und auf-

Digitized by Google

wärts ungefähr 0,9 cm weit, um dann als feiner seröser Strang sich weiter aufwärts zum hinteren Ende der Fiss. lat. dext. fortzusetzen. Diese aus einer Duplicatur zum Strange rückgebildete Strecke beträgt 0,9 cm. Etwa in der Mitte zwischen unterem Leberrande und dem Fissura-Fortsatze zweigt sich vom absteigenden unteren Schenkel des

Fig. 51.



Dorsalansicht der Leber von *Cercopithecus callitrichus*. 3/4. Die Längsachse der Hohlvene ist als Senkrechte angenommen.

gegabelten Seitenfortsatzes des Coronarbandes nochmals nach beiden Seiten je eine kleine Doppellamelle ab.

Das gesamte Lig. coronarium besteht aus zwei, dicht aneinander gefügten Lamellen. Der obere, zur Fissura lat. dextra verfolgbare Fortsatz ist, wie sein steil aufsteigender Verlauf bekundet, am Ausgangspunkte stark caudalwärts verlagert worden. Diese Verlagerung hat die streckenweise Rückbildung der Doppellamelle in der Nähe der rechten Seitenspalte zu einem einfachen Streifen im Gefolge gehabt.

Der obere Fortsatz zur Seitenspalte ist durch den senkrecht bis zum unteren Leberrande fortgesetzten unteren Fortsatz zu einem Anhängsel des letzteren umgewandelt.

Digitized by Google

Die untere, 1 cm lange Strecke des absteigenden Schenkels des Seitenfortsatzes zieht strangförmig frei über die Dorsalfläche der Leber bis zur Serosa renis; sie greift auf die hintere Bauchhöhlenwand als Duplicatur nicht über.

Ein neuer Zustand stellte sich ein bei *Macacus sinicus* (Fig. 29). Das Lig. coronar. ist ein geschlossenes Doppelblatt geblieben. An Stelle des einen gegabelten Seitenbandes haben sich zwei selbständige seitliche Doppelblätter ausgebildet, eine obere und eine untere Duplicatur. Die obere geht wie bei *Cephus* von der Knickungsstelle des Lig. coron. aus und erreicht nach querem, 1,5 cm langen Verlaufe die Fiss. later. dextra. Das untere Doppelblatt entsteht nahe dem unteren Leberrande und zieht oberhalb desselben schräg nach außen und unten. Seine Längsausdehnung ist ansehnlich, mißt etwa 1,4 cm. Im Dienste der Befestigung für die Leber an die hintere Bauchwandung hat den beiden seitlichen Doppelbändern fraglos eine große Rolle zukommen können.

Ein vermittelndes Verhalten zwischen dem Bestehen von nur einem gegabelten und von zwei selbständigen Seitenbändern findet sich bei

Macacus cynomolgus (Fig. 21). Gleichzeitig mit dem Bestehen von zwei lateralen Fortsätzen des Coronarbandes hat sich das oben beschriebene Auseinanderrücken der beiden Blätter desselben eingestellt. Der obere quere Schenkel entsteht an dem nach rechts abgewichenen rechten Blatte, 1,5 cm von der Hohlvenen-Austrittsstelle entfernt. Der Verlauf zur Fissura lat. dextra ist quer und aufwärts gerichtet. Der untere Schenkel entsteht unterhalb der Abgangsstelle des oberen Querbandes; er ist nur 0,5 cm lang und bleibt etwa gleich weit vom unteren Leberrande entfernt. Denkt man sich die Lamellen des Anfangsstückes des gegabelten Seitenbandes von *Cercopith. cephus* (Fig. 10) auseinander gewichen, so kommt ein Verhalten, wie es hier verwirklicht ist, zustande. Man kann umgekehrt den vorliegenden Befund zu einem ursprünglichen wieder zurückbefördert sich leicht vorstellen und erhält dann nach Wiederberührung der hier getrennten Lamellen ein gegabeltes Seitenband mit einem einheitlichen Anfangsstücke von etwa 0,6 cm Länge. Diese Strecke entspricht jetzt der Entfernung der Ursprungsstellen der beiden Schenkel vom linken Blatte des Lig. coronarium.

Ein gleichzeitiges Auftreten von Trennung der Lamellen des Lig. coronarium und von zwei selbständigen Seitenfortsätzen der rechten Lamelle des Lig. coron. besteht bei *Macacus sinicus* der

Digitized by Google

Fig. 31. Der obere Seitenfortsatz geht in der Höhe der rechten Seitenspalte vom Lig. coronar. aus und zieht quer nach außen zur Spalte, wo er aufwärts gebogen endigt. Die Länge von mehr als einem Centimeter macht ihn für eine Befestigung der Leber geeignet. Der untere Seitenfortsatz zeigt seine Abgangsstelle 1,4 cm vom oberen entfernt; seine quere Ausdehnung über die Dorsalfläche des Lob. lat. dext. beträgt 4 mm. Sein Abstand vom unteren Leberrande mißt 3 mm.

Cercopithecus patas. Das Coronarband nimmt durch Auseinanderrücken seiner beiden Blätter ein breites Feld ein. Es bestehen zwei seitliche Fortsätze. Das obere verläuft anfangs quer (1,5 cm) über den rechten Seitenlappen. Von seinem Ende als Doppelblatt setzt sich ein senkrecht abgeknickter, derber, seröser, glänzender, gleich langer Strang von 1,6 cm Länge aufwärts bis zum Ende der Fissura interlob. dextra fort. Der Befund erweckt den Eindruck, als hätte die Lappenspalte sich gehoben und dadurch das lang ausgesponnene Seitenstück des Fortsatzes ins Leben gerufen. Dieser Eindruck wird dadurch noch verschärft, daß das Ende der Fiss. interlob. lat. sich abwärts neigt und dem derberen Strange des seitlichen Fortsatzes eine tiefere Endlage bereitet. Sie liegt unterhalb der Höhe der seitlichen Lappenspalte. — Der untere Fortsatz hat eine auffallend starke Entwicklung genommen. Er dehnt sich von der Hohlvene in einer Länge von 3 cm über den ganzen rechten Dorsalrand der Leber aus und endigt erst da, wo die Spitze des Caudallappens den Seitenrand berührt. Der Seitenlappen erhält dadurch eine starke Befestigung gegen die hintere Bauchwand in der Höhe der Extrem. super. renis.

Bei *Macacus nemestrinus* (Fig. 19) sind ebenfalls zwei selbständige Seitenfortsätze vorhanden. Gleichzeitig ist die rechte Lamelle des Lig. coronarium in ganzer Ausdehnung nach rechts verschoben. Neues ist außerdem aufgetreten; denn die Lamellen des oberen Seitenfortsatzes sind wie diejenigen des Lig. coron. auseinandergewichen, so daß die serosafreie Stelle der Leber sich nach rechts fast bis zur Fiss. lat. dextra ausdehnt. Der Fortsatz hat sich nur eine kleine Strecke weit (3 mm) als geschlossene Duplicatur in der Nähe der rechten Seitenspalte erhalten. Die Befestigung der Leber an der Dorsalwand der Bauchhöhle hat durch die betreffende Einrichtung fraglos an Sicherheit gewonnen. Das untere Seitenband geht in der Höhe des unteren Leberrandes ab und folgt demselben im Bogen nach unten und außen; es ist auf der Fig. 19 nur andeutungsweise zu erkennen.

Digitized by Google

Bei den Pavianen kehrt das *Nemestrinus*-Verhalten unter geringerer oder weiterer Entfaltung der Besonderheiten wieder. Das obere Seitenband ist bei *Babuin* (Fig. 38) nur im Anfangsteile durch Auseinanderweichen seiner Lamellen betroffen. Der periphere Anteil blieb jedoch in der Ausdehnung von 1 cm geschlossen und erreichte in dieser Eigenschaft die rechte Seitenspalte. Der Befund reiht sich zwischen den bei *Cercop. sinicus* der Fig. 31 und *Inuus* ein. Bei *Sphinx* (Fig. 33) treffen wir die Blätter des oberen Seitenbandes beinahe bis zur Fiss. lat. dextra weit voneinander getrennt an, so daß nur eine kleine Strecke einer geschlossenen Duplicatur sich peripher erhalten hat. Der untere Seitenfortsatz erscheint als geschlossenes Doppelblatt bei *Babuin* (Fig. 38); er liegt horizontal und ist 1,3 cm lang. Der Abstand vom unteren Leberrande beträgt im Beginn 0,5, am Ende ungefähr 1 cm. Bei *Sphinx* sind auch die Lamellen des unteren Seitenfortsatzes eine große Strecke auseinander gewichen, und nur ein 3 mm langer blieb geschlossen (Fig. 33). Das von der Serosa nicht bedeckte Feld der Leber ist nahezu rechtwinklig und wird oben wie unten je von einem Blatte der beiden Seitenfortsätze des Lig. coronar. eingeschlossen. Der Tatbestand bei *Sphinx* entspricht, wie aus der natürlichen Gruppierung ohne weiteres zu erkennen ist, der größten Umwandlung im Gebiete des Lig. coronarium.

Das Auseinanderrücken der Lamellen des Ligam. coronarium vollzieht sich durch Verlagerung des rechten Blattes in seitlicher Richtung. Dadurch werden auch die seitlichen Fortsätze des Lig. coron. allmählich in den Prozeß hineinbezogen, so daß deren Blätter dann auseinanderweichen. Es kommen dabei folgende Arten der Umgestaltungen zur Beobachtung:

1) die Lamellen des Lig. coron. wichen in der Höhe der Abgangsstelle des Seitenbandes auseinander (*Cercop. cynom.*);

2) die Lamellen sind in ganzer Ausdehnung voneinander entfernt (*Cercopith. sinicus*);

3) die Lamellen des Lig. coron. sind in ganzer Ausdehnung auseinander gewichen. Das obere Seitenband ist in den Vorgang hineinbezogen (*Inuus nem.*, *Cynoc. babuin*);

4) die Lamellen des Lig. coronar. sind in ganzer Ausdehnung auseinandergerückt. Das obere und das untere Seitenband sind in die Erscheinung hineinbezogen worden (*Cynocephalus sphinx*);

5) das im Bereiche des Lig. coronarium befindliche serosafreie Feld dehnt sich auf den Proc. caudatus aus, an welchem die Blätter

Digitized by Google

der auf ihn überspringenden Duplicatur ebenfalls auseinander gewichen sind (*Cynoceph. sphinx*, *Cynoceph. babuin*).

Als Entwicklungsstufen am ganzen Apparate des rechten Abschnitts des Lig. coronarium hepatis lassen sich unterscheiden:

1) geschlossenes Lig. coronar. mit einem Seitenbande, welches peripher gegabelt ist (*Cercopith. cephus* der Fig. 2);

2) geschlossenes Lig. coron., von welchem an einer Stelle ein aufwärts und ein abwärts ziehendes Seitenband ausgehen (*Cercop. cephus* Fig. 10);

3) geschlossenes Lig. coronar. mit zwei selbständig von ihm abgehenden Seitenbändern, einem oberen und einem unteren Doppelblatte;

4)—8) die oben unter 1—5 beim Auseinanderrücken der Lamellen der Duplicaturen aufgeführten Befunde.

Die Fortsetzungen des rechten Abschnitts des Lig. coronarium auf die Nierenfläche des Lobus caudatus sind bei der Vorführung der Verhältnisse des letzteren behandelt worden (vgl. den 5. Abschnitt, l. 7).

b. Linker Abschnitt des Lig. coronarium.

Das linksseitige Stück des Lig. coron. besteht bei den Halbaffen als ein geschlossenes Doppelblatt. Dieses Verhalten kehrt bei den Platyrrhinen wieder und ist bei den Ostaffen nirgends aufgegeben. Es erstreckt sich stets über die Dorsalfläche des linken Seitenlappens. Auch dies gilt für die Ostaffen. Es entbehrt bei den Halbaffen und Platyrrhinen jeglicher seitlicher Fortsatzbildungen. Solche stellen sich als Neuheiten bei einigen Hundsaffen ein, aber ohne daß die Lamellen dabei auseinander rücken. Die Stellung des linken Abschnittes des Lig. coron. ist bei den Halbaffen ursprünglich eine senkrechte (*Nycticebus*, *Peridicticus*, *Lemur*, *Microcebus*). Die senkrechte Haltung wird mit einer schräg nach links außen und unten ziehenden allmählich vertauscht (z. B. *Avahi*). Die Stellung kann schließlich zu einer beinahe queren werden (*Tarsius*). Die ursprünglich mächtige Entfaltung des linken Seitenlappens bedingt die primitive senkrechte Stellung. Die Rückbildung des Lappens zieht nach sich die schräge und quere Stellung; sie ist zugleich für das Ausbleiben des Auseinanderweichens der Lamellen des Ligamentes verantwortlich zu machen, da die Bedingungen für eine festere Verankerung der linken Leberhälfte fehlen. Die Rückbildung des linken Seitenlappens hat notwendig eine Verkürzung des linken Band-

Digitized by Google

abschnittes zur Folge. Die durch die Nachbarschaft des Magens eingeleitete Rückbildung der linken Leberhälfte verursacht eine kompensatorische Ausbildung der rechten Hälfte und ist dadurch auch die Ursache für die Vervollkommnung des serösen Bandapparates auf der rechten Seite der Leber. Die Stellung des Lig. coron. sinistrum ist durch den Winkel zu bestimmen, welchen die ungefähr senkrecht gestellte Achse der Hohlvene mit der den Anfang und das Ende des Ligaments verbindenden Linie einschließt. Diese Verbindungslinie deckt sich mit der Anheftungsstelle des Bandes an der Leber nicht vollkommen, da das Caronarband in der Regel einen nach links konvexen Bogen beschreibt.

Nahezu senkrecht und sehr primitiv ist das seröse Band bei *Cercopithecus cephus* (Fig. 2) gestellt. Die Größe des Winkels wächst bei andern Formen von etwa 40° allmählich bis zu einem Rechten an. Die natürliche Rangordnung ist unter Zugrundelegen der verschiedenen Winkelgrößen die folgende. Der Winkel beträgt bei:

1)	*Macacus sinicus*	etwa 40° (Fig. 29)
2)	- *cynomolgus* (Sihlh.)	- 40°
3)	- *nemestrinus*	- 50°
4)	*Cercopithecus talapoin*	- 50°
5)	- *petaurista*	- 55°
6)	- *patas*	- 60°
7)	*Papio babuin*	- 60° (Fig. 38)
8)	*Macacus cynomolgus*	- 65°
9)	*Papio sphinx*	.....
10)	*Macacus sinicus*	- 80° (Fig. 31)
11)	*Cercopithecus cephus*	- 80° (Fig. 10)
12)	*Papio babuin*	- 90°.

Bei den Ostaffen findet sich wie bei den Prosimiern die ursprüngliche senkrechte Stellung wieder. Es stellt sich aber eine schräge und eine wagerechte Haltung als das häufigere Verhalten ein. Die wagerechte Haltung entspricht dem letzten Zustande einer fortschreitenden Umwandlung. In dem Längenverhältnisse des linken zum rechten Abschnitte des Ligam. coron. kommt einigermaßen auch das Größenverhältnis der beiderseitigen Wandflächen der Leber, welche der Dorsalfläche der Bauchhöhle verbunden sind, zum Ausdrucke. Ich maß die beiderseitigen Abschnitte des Lig. coronarium je vom Übergange in das Lig. falciforme bis zum unteren Leber-

Digitized by Google

rande und fand das Verhältnis des linken zum rechten Abschnitte, wie folgt:

Macacus nemestrinus	1 : 1,2
Papio sphinx	1 : 1,2
Macacus cynomolgus	1 : 1,4
- *sinicus*	1 : 1,5 (Fig. 29)
Papio babuin	1 : 1,2 (Fig. 38)
- -	1 : 1,5
Cercopithecus cephus	1 : 1,67
- -	1 : 1,7
Macacus cynomolgus	1 : 1,8
Cercopithecus petaurista	1 : 1,8
- *talapoin*	1 : 2,0
Macacus sinicus	1 : 1,9 (Fig. 31).

Man ersieht aus dieser Reihe die große Verschiedenheit des Größenverhältnisses, welches auch bei Halbaffen großen Schwankungen unterworfen ist. Immerhin kehrt das primitive Prosimierverhalten, bei *Nycticebus* und *Lemur* gefunden, bei den Ostaffen nicht mehr wieder; denn bei jenen Formen konnte das linke Lig. coron. länger sein als das rechte.

Seitliche Fortsatzbildungen fehlen am linken Lig. coron., in gleicher Weise wie Prosimiern und Westaffen, bei *Cercopith. cephus* (Fig. 10), und *Macacus cynomolgus* (Fig. 21). Eine kurze, vom linken Blatte gebildete Duplicatur zieht zur Fissura lateralis sinistra bei *Macac. sinicus* (Fig. 29 u. 31) und *Papio sphinx* (Fig. 33). Eine längere Seitenfalte besteht bei *Macac. nem.* (Fig. 19); auch sie begibt sich gegen das Ende der linken Seitenspalte. Bei *Cercop. cephus* (Fig. 2) sind zwei seitliche Fortsätze ausgebildet. Der obere von ihnen verläuft oberhalb der linken Seitenspalte quer über den Lob. centr. sinister gegen die Fiss. lat. sin.; der untere Fortsatz zieht quer über den Lob. lat. sin. parallel der Fiss. lat. sin. nach außen. Außerdem werden längs des unteren Randes des linken Seitenlappens Fortsetzungen des Lig. coron. angetroffen. Bei *Cercopith. sinic.* zieht eine seröse Falte längs des unteren Randes medianwärts bis zur Ecke der Incis. oesophagea. Bei *Nemestrinus* erstreckt sich median- und lateralwärts je eine Doppellamelle längs des unteren Randes des Lappens. Bei *Babuin* ist das Verhalten ein ähnliches. Durch diese seröse Duplicatur erhält der untere dorsale Rand der linken Leberhälfte eine Fixation. Diese Bedeutung

Digitized by Google

tritt beim Herauslösen der Leber aus der Bauchhöhle zutage. Mechanische, auf die Befestigung der Leber an der Bauchhöhlenwandung hinzielende Ursachen haben als Erreger der serösen Randduplicatur zu gelten. Nur so läßt sich eine bei *Patas* ausgebildete Einrichtung verstehen. Vom Ende des Lig. coron. sin. erstreckt sich medianwärts eine 0,7 cm lange Duplicatur vom Dorsalrande zum Zwerchfelle. Lateralwärts besitzt eine gleiche Bildung die Länge von 1,6 cm; sie setzt sich auf einen derben serösen Randstreifen fort, welcher erst am Lateralrande in den zarten serösen Überzug der Leber verstreicht. Der Streifen darf als eine festere Verankerung derselben durch die seröse Doppellamelle betrachtet werden.

2. Ligamentum hepato-oesophago-gastro-duodenale.

Das Ligamentum hepato-duodenale zeichnet sich durch die regelmäßige Einlagerung in die Vorderwandfläche des Lobus dorsalis aus. Es hinterläßt hier eine senkrechte Furche, welche den Lobulus papillaris vom Lobus caudatus trennt. Diese Lage bleibt bei den höheren Primaten erhalten. Der Isthmus lobi (tuberculi) caudati an der menschlichen Leber fällt in den Bereich des Ligamentes. Dasselbe befindet sich vor der unteren Hohlvene. Seiner beständigen Lage nach und gemäß der Ausbildung eines Lobulus papillaris links und eines Lobus caudatus rechts vom Lig. hepato-duodenale ist zu entnehmen, daß diese beiden Fortsatzbildungen des Dorsallappens in ihrer freien Entfaltung durch den serösen Strang bestimmt bleiben. Ihre Entwicklung ist nur links und rechts vom Lig. hep.-duoden. ermöglicht. Der Lobulus papillaris wendet stets eine rechte Fläche dem Ligamente zu. Das ist bereits der Fall, wo er sich in einfachster Weise vom Lob. dorsalis abgesetzt zeigt (*Cercop. talapoin*, Fig. 41). Die Pfortader nimmt im Bande eine linke, der Ductus choledochus eine rechte Lage ein. Das steht in Wechselbeziehung zur Lage der Gallenblase.

Das Lig. hepato-gastro-oesophageum ist am Grunde der Fossa ductus venosi mit der Tunica serosa hepatis verbunden. Seine linke Lamelle ist in ein Doppelblatt ausgezogen, welches horizontal gestellt vom Oesophagus aus ventralwärts zum freien Rande des linken Seitenlappens sich ausdehnt. Es endigt in der Gegend der Pforte, wo der Lappenrand einen Vorsprung (Proc. triangularis) bildet. Diese seröse Duplicatur der linken Lamelle des Lig. hep.-gastro-oesoph. dient der Befestigung des frei beweglichen linken Seitenlappens, kennzeichnet das Auswachsen desselben in ventraler

Digitized by Google

Richtung und kann wohl nur als ein ursprüngliches Verhalten aufgefaßt werden. Sie ist bei *Cercopith. patas* und *C. talapoin* gut entwickelt. Sie bildet gemeinsam mit dem Lig. hep.-gastro-oesoph. und dem Grunde der Fossa ductus venosi einen Schlupfwinkel (Recessus lobi later. sinistri), welcher von vorn her den Zugang hat, dorsalwärts enger wird, um vor der Speiseröhre zu endigen. Ihrer Beziehung zum linken Seitenlappen wegen wird das Band ein Lig. lobi lateralis sinistri genannt werden dürfen.

3. Ligamentum falciforme — Lig. hepato-umbilicale (teres).

Von diesen serösen Doppelblättern, welche die Leber mit dem Zwerchfelle und der Bauchwandung verbinden, ist eine Erscheinung hervorzuheben, welche einen Einfluß auf die Gestaltung der Leber gewinnt. Sie tritt mit der Verlagerung der Vorderfläche der Leber nach rechts in die Erscheinung. Die Rechtsverschiebung ist nach der Entfernung der Bauchdecken an der Stellung der Incis. umbilicalis zur Medianebene abzulesen; sie ist an den gut fixierten Objekten genau zu bestimmen gewesen. Die Entfernung der Incis. umbilic. von der Medianlinie betrug bei:

Petaurista 0,7 cm,
Cephus, *Callitrichus*, *Sabaeus* 0,9 cm,
Nictitans 1,4 cm.

Die Anheftungsstelle des Lig. falciforme und des Lig. teres an der Leber ist ebenfalls nach rechts verschoben. Das äußert sich auch darin, daß erstens das Lig. falciforme von der Leber aus sich nach links wendet und das Zwerchfell in der Medianebene des Körpers erreicht, daß zweitens das Lig. teres von rechts her zum median gestellten Nabel gelangt. Da die Incis. umbilicalis in der Regel sehr tief in die Leber eindringt, gelangt auch das Lig. teres am oberen Ende des Einschnittes zur Vorderfläche der Leber. Das Band verschiebt sich bereits an der Vorderfläche gegen die Medianebene, welche es vermöge der Ausdehnung zum Nabel erreichen muß. Man findet das Lig. teres dann links von der Incis. umbilicale. Die straffe Beschaffenheit des Bandes wird die Ursache für ein Einschneiden desselben in die Leber von vorn her. Auf diese Weise wird durch eine verschieden tief eingreifende Spalte, in deren Grunde das Lig. teres ruht, ein Läppchen vom linken Stammlappen abgetrennt, von welchem im Abschnitt 3 h die Rede ist.

Digitized by Google

3. Gliederung der Leber in einzelne Lappen.

An der Leber kehren die vier Hauptlappen regelmäßig wieder. Wir unterscheiden sie als:

Stammlappen = Lobus centralis, welcher einen rechten und einen linken Abschnitt besitzt (Lobus centr. dexter, Lobus centr. sinister);

Hohlvenenlappen (Lobus venae cavae) = Dorsallappen = Lobus descendens, dessen unteres Ende als ein nach rechts abweichender freier Processus s. Lobus caudatus besteht;

linker Seitenlappen = Lobus lateralis sinister;

rechter Seitenlappen = Lobus lateralis dexter.

Der Hohlvenenlappen hat eine große morphologische Selbständigkeit. Gemäß seiner Beziehungen zur unteren Hohlvene ist er ein dorsaler Abschnitt der Leber, vermöge seiner ursprünglichen Ausdehnung längs des Gefäßes ein Lobus descendens hepatis. Er nimmt bei den Catarrhinen in der Regel eine Wendung nach rechts und lehnt sich dann dem Lobus lateralis dexter an. Es ist unzutreffend, wenn der Lobus caudatus, welcher ein integrierender Bestandteil des Hohlvenenlappens ist, als ein Teil des Lobus lateralis dexter aufgefaßt wird (s. Leche 1899, S. 1100). W. Leche hat die Angaben W. H. Flowers (1872), dessen Einteilung der Leber in Lappen bis auf den genannten Punkt durchaus naturgemäß ist, übernommen. Der Dorsallappen entwickelt bei den Catarrhinen in der Regel einen Proc. oder Lobulus papillaris. Derselbe ist vom Lobus caudatus durch das Lager des Lig. hepato-duodenale zwischen beiden abgetrennt. Ein Isthmus verbindet sie noch. Flower-Leche bezeichnen den Lobulus papillaris als Spigelschen Lappen, welcher jedoch dem ganzen Lobus dorsalis entspricht.

H. Rex nennt den linken Abschnitt des Dorsallappens wegen der Lagebeziehung zum Netzbeutel einen Lobus omentalis. Da aber nur der Lobul. papillaris (Proc. pap.) frei in den Netzbeutel hineinragt, verdient dieser mit größerem Rechte allein den Namen. Rex bezeichnet alle Lappen anders und gruppiert sie auch in anderm Sinne, als es hier geschieht. Eine diesbezügliche Gegenüberstellung der verschiedenen Bezeichnungen findet sich in einem früheren Aufsatze (1902, S. 457). Die beiden Seitenlappen sind bei den Cercopitheciden nach Rex (S. 556) am schärfsten abgegliedert, während der rechte und linke Stammlappen fast gänzlich miteinander verschmolzen sind. Der Dorsallappen gilt als ein menschliches Gebilde.

Digitized by Google

P. Rathke behandelte 1896 die anomalen Furchen der menschlichen Leber und erklärte dieselben als Reste tierischer Einrichtungen. Bei seinem vergleichend-anatomischen Ausblicke berücksichtigte er auch die Organe einiger Cercopitheciden und fand, daß die Trennung der Seitenlappen vom Stammlappen bei *Cercopith. nictitans* mäßig, bei *Macacus cynomolgus* und *Mac. maurus* fast vollständig, bei *Mac. rhesus* aber völlig durchgeführt wäre (S. 16). Die Organe von *Papio sphingiola* und *Cynopithecus niger* glichen denen von *Cynomolgus*.

Die gelappte Leber der Cercopithecinen besitzt die Grundform der Säugetierleber; sie ist, was eben ihre Lappung betrifft, eine durchaus primitive Form. Die Semnopithecinen zeigen Abweichungen von dieser Grundform; sie beruhen auf durchaus eigenartigen Ursachen. Die Leber der Schlankaffen findet in diesem Aufsatze keine Berücksichtigung. Ihre Ausnahmestelle unter den Organen der Familie der Cercopitheciden rechtfertigt eine besondere Besprechung.

Thorsten Renvall (1903) gibt auf S. 80—83 Angaben über die äußere Form der Leber einer größeren Reihe von Cercopitheciden. Eine Abbildung der Intestinalfläche von *Colobus guerezza* findet sich auf S. 83, von *Semnopithecus cephalopterus* auf S. 84. Diese bildlichen Darstellungen sind von besonderem Werte für die Beurteilung der Verhältnisse bei Semnopithecinen.

Zwischen die Seitenlappen und den Stammlappen dringen tiefe Spalten ein, die Fissurae interlobares laterales (dextra et sinistra). Der Caudallappen ist in gleicher Weise vom rechten Seitenlappen durch eine tiefe Spalte abgesetzt (Fissura supracaudata). Sie hat eine andre morphologische Bedeutung als die Fissurae laterales, da sie erst durch die Anlagerung des Lobus caudatus an die Intestinalfläche des Lobus later. dexter zustande gekommen ist.

Die einzelnen Lappen zeigen, abgesehen von den bereits oben besprochenen bedeutungsvollen Unterschieden der äußeren Flächen, große Übereinstimmungen. In geringfügigeren Einzelheiten weichen sie voneinander ab. Dieser Umstand gestattet eine gemeinsame zusammenfassende Besprechung.

1. Stammlappen (Lobus centralis).

Er ist durch die Anheftung des Lig. falciforme, sowie durch die Hauptlängsfurche, in deren Grunde das Lig. venae umbilicalis und das Lig. hepato-gastro-oesophageum festgeheftet sind, in einen kleineren linken (Lob. centr. sinister) und in einen größeren rechten Abschnitt getrennt (Lob. centr. dexter).

Digitized by Google

Das Lig. falciforme (suspensorium hepatis) ist an der ventralen Fläche mehr nach rechts hin, an der oberen Leberfläche mehr nach links hin angeheftet. Die Anheftungsstelle verläuft demgemäß nicht rein sagittal, sondern schräg. Sie beginnt vorn und rechts und zieht aufwärts nach hinten und links. Diese Abweichung aus der Sagittalen fehlt bei *Cynoceph. sphinx* und bei *Cercop. sinicus*. Bei letzterem fallen der vordere Ausgangspunkt des Lig. falcif. und der hintere Übergang in das Lig. coronar. genau in die Sagittalebene. Die Anheftungslinie weicht jedoch vorn im oberen Gebiete nach rechts, hinten nach links ab. Bei allen übrigen Formen ist die ventrale Anheftung von der durch den hinteren Endpunkt gelegten Sagittale nach rechts nicht unerheblich abgelenkt, 0,6 cm bei *Nemestrinus*, 0,7 cm bei *Cercop. cephus* (Fig. 6) und *Cynoc. babuin*, 0,8 cm bei *Cercop. sinic.* und 1 cm bei *Cercop. cephus* (Fig. 1). Der Übergang der ventralen Strecke des Bandes in die obere hintere Strecke ist kein allmählicher: die Anheftungslinie weist eine starke Krümmung auf.

a. Offene — überbrückte Hauptlängsfurche (Fossa venae umbilicalis).

Die Hauptlängsfurche ist durch enge Aneinanderlagerung der Grenzflächen häufig in eine tiefere Spalte umgewandelt (z. B. *Cerc. petaurista*). Sie setzt sich aus dem vor und aus dem hinter der Pforte liegenden Abschnitte zusammen. Der hintere Furchenteil bleibt stets offen, da das Lig. hepato-gastro-oesophageum an seinem Grunde festgeheftet ist und dadurch einen Verschluß der Furche nicht gestattet.

Die vor der Pforte befindliche Fossa venae umbilicalis ist in ganzer Ausdehnung zugänglich geblieben bei *Cercop. cephus* (Fig. 39), bei vier Individuen von *Nemestrinus*, bei *Cercop. petaurista*, *Cercop. callitrichus*, *Cercop. sabaeus* und einem Exemplar von *Papio maimon* (Fig. 58). Erste Andeutungen der Verklebungen der Wandflächen der Grube finde ich bei einem *Babuin* (Fig. 49). Im zweiten Siebentel der Furchenlänge (3,5 cm) findet die Verwachsung statt. Bei *Talapoin* ist ein Fünftel der Furche vor der Pforte verlegt. Die Verwachsung ist bei *Macac. cynomolg.* (Fig. 52, 55) weiter geführt und erstreckt sich auf die Grenzflächen unmittelbar vor der Pforte, wo sie sich über ein Viertel der Furchenlänge ausdehnt. Bei einem andern *Cynomolgus*-Individuum beträgt die 1,4 cm lange Verwachsungsstrecke $^2/_7$ der 3,7 cm langen Furchenlänge. In der Ausdehnung eines Drittels der Länge ist die Verschmelzung vor der Pforte bei *Cercop. cephus* (Fig. 40)

Digitized by Google

erfolgt, in zwei Fünftel bei einem Exemplar von *Macac. sinicus*, in der Hälfte der Furchenlänge bei einem andern *Sinicus*, bei *Papio babuin* (Fig. 48) und bei *Papio sphinx* in mehr als der Hälfte. Bei *Cercop. cynosurus* (Fig. 54) reicht die Verschmelzung fast bis zum Vorderrande der Leber.

Der Grad von Verschmelzungen beider Stammlappen untereinander ist, wie sich ergibt, bei den verschiedenen Arten sehr ungleichartig. Der individuelle Unterschied kann gleich groß sein. Bei *Cynomolgus* finde ich die Furche entweder frei, oder im dorsalen Drittel bis zur dorsalen Hälfte überbrückt (Fig. 52, 55). Bei *Papio maimon* ist die Furche auf Fig. 58 zugänglich geblieben, ist aber in der dorsalen Hälfte (Fig. 57) und im dorsalen Zweidrittel (Fig. 56) überbrückt.

Die Unbeständigkeit der Erscheinung ist augenscheinlich. Sie fällt aber nicht mit einer Bedeutungslosigkeit zusammen, da die Überbrückung der ventralen Längsfurche das Kompakterwerden der Leber bei den Ostaffen einleitet.

Die Längsfurche wurde unter den Prosimiern bei *Nycticebus*, *Chiromys* und *Lemur*, unter den Westaffen bei *Ateles* offen gefunden; bei andern Halbaffen sowie bei *Cebus* bestand eine Verlötung der Furchenwände. Die Stelle, wo die Verschmelzung zuerst auftritt liegt vor der Leberpforte. Sie dürfte mit dem Platze geringster gegenseitiger Verlagerung der Leberabschnitte bei der Atmung zusammenfallen, welcher Umstand als Begünstigung für Verlötungen anzusehen wäre. Die innigste Berührung der Wandflächen der Fossa venae umbilic. leitet die Verwachsung ein.

b. Incisura umbilicalis (Fissura umbilic. Flowers).

Der durch das Lig. venae umbilicalis verursachte Einschnitt am ventralen Leberrande läßt die Trennung des Lob. centralis in zwei seitliche Abschnitte scharf hervortreten. Letztere sind über das Niveau der obliterierten Nabelvene in ventro-caudaler Richtung hinausgewachsen, so daß die Höhe der Incis. umbilicalis etwa das Maß der Ausdehnung des vorderen Leberrandes nach unten angibt. Ganz bestimmte Verhältnisse werden sich jedoch wohl schwerlich je aus der Höhe der Incis. umbilic. ablesen lassen. Immerhin sind die individuellen Schwankungen bemerkenswert und nach mancher Richtung hin aufklärend für die Stellen größerer und geringerer Maßentfaltung der Leber verschiedener Species.

Der Einschnitt in die Vorderfläche der Leber ist bei allen Formen ziemlich ansehnlich und dabei individuell zuweilen sehr ver-

Digitized by Google

schieden. Bei *Cercop. cephus* beträgt die Höhe an einem Exemplar 0,7 cm, am andern 2,7 cm. Sie beträgt an den meisten Organen ungefähr 2 cm. Ich finde einen festeren Anhaltepunkt für die Beurteilung der verschiedenen Höhenausdehnung der Incis. umbilicalis im Vergleiche derselben mit der Länge des Lig. falciforme, gemessen vom oberen Ende der Incisur bis zum Übergange in das Lig. coronarium.

	Höhenausdehnung der Incis. umbilicalis	Länge des Lig. falciforme	Verhältnis beider zueinander
1) *Cercopithecus cephus* (jung)	0,9 cm	3,6 cm	1 : 4
2) - - (alt)	2,7 -	5,0 -	1 : 1,8
3) - *talapoin*	1,6 -	3,2 -	1 : 2
4) - *petaurista*	1,5 -	3,0 -	1 : 2
5) *Macacus sinicus*	2,0 -	4,0 -	1 : 2
6) - -	2,0 -	3,3 -	1 : 1,65
7) - *nemestrinus*	2,0 -	3,7 -	1 : 1,85
8) - *cynomolgus*	1,8 -	3,0 -	1 : 1,6
9) - -	2,0 -	3,6 -	1 : 1,8
10) *Papio babuin*	1,6 -	4,0 -	1 : 2,5
11) - -	2,5 -	4,2 -	1 : 1,7
12) - *sphinx*	2,0 -	4,5 -	1 : 2,25
Westaffen.			
1) *Ateles*	1,7 cm	4,0 cm	1 : 2,3
2) *Cebus*	1,5 -	3,1 -	1 : 2
3) -	1,5 -	2,9 -	1 : 1,9
4) -	1,8 -	2,6 -	1 : 1,5
Halbaffen.			
1) *Nycticebus*	0,5 cm	2,2 cm	1 : 4,4
2) *Microcebus*	0,2 -	0,9 -	1 : 4,5
3) *Avahi*	0,3 -	1,2 -	1 : 4

Bei andern Halbaffen liegen durch die starke Rechtsausdehnung des Lobus lateralis sinister andre Verhältnisse vor, so daß sie nicht in eine gleiche Reihe gestellt werden dürfen.

Das Verhältnis von 1 : 4 bis 1 : 4,5, welches bei den Organen der Halbaffen die Regel ist, kehrt bei Westaffen nicht wieder, bei den Ostaffen nur einmal bei *Cercopith. cephus*. Das Verhältnis ist von 1 : 2,3 bis auf 1 : 1,5 bei den Westaffen, von 1 : 2,5 bis auf 1 : 1,6 bei den Ostaffen gesunken, was zugunsten der Höhenausdehnung der Incis. umbilicalis spricht, mithin eine verhältnismäßig große Ausdehnung des Stammlappens in ventraler Richtung zum Ausdruck bringt. Ziehen wir hierbei die stattliche Entfaltung des Hohlvenen-

Digitized by Google

lappens bei den Halbaffen, dessen Rückbildung bei den Ostaffen in Betracht, so kann in der großen Incisura umbilicalis ein Zeichen der eingetretenen kompensatorischen ventralen Leberentwicklung erblickt werden. Die verhältnismäßig starke Volumsentfaltung der Leber in fötaler Zeit bringt das Überwiegen des Wachstums in ventraler Richtung, wie es scheint, in höherem Maße zur Geltung.

c. Lage der Leberpforte.

Die Ränder der Pforte werden ventral und links durch beide Stammlappen gebildet. Hinter der Pforte treten als Grenzwall die großen Fortsätze des Lobus dorsalis, der Processus (Lob.) papillaris und der Processus (Lob.) caudatus auf. Diese dorsale Begrenzung ist einem Wechsel unterworfen, indem der Processus caudatus so weit nach rechts verschoben sein kann, daß die Pforte rechts nur von dem Basalteil des Caudallappens begrenzt wird. Die Verschiedenheit kann individueller Art sein. Bei *Cerc. cephus* der Fig. 39 z. B. breitet sich die Pforte vor dem Proc. papillaris und Proc. caudatus aus, bei *Cephus* der Fig. 40 liegt sie nur vor dem Proc. papillaris und links vom Proc. caudatus. Das erstere Verhalten ist ausgebildet bei: *Talapoin*, *Petaurista*, *Mac. nemestr.* Fig. 53, bei *Cerc. cynosur.* Fig. 54, bei *Papio babuin* Fig. 48, *sphinx* und *maimon* Fig. 58. Dies letztere Verhalten besteht bei *Mac. sinicus* (Fig. 46). Die Pforte liegt bei *Cynomolgus* (Sihlh.) zwischen beiden Fortsätzen. Bei *Babuin* liegt sie vor dem Proc. caudatus (Fig. 49).

Die Ausbildung und Verlagerung des Proc. caudatus sind als direkte Ursachen der verschiedenen Ausdehnung der Pforte anzusehen.

d. Größenverhältnis zwischen rechtem und linkem Stammlappenabschnitte.

Der rechte Stammlappen übertrifft an Volumen den linken. Das Mißverhältnis zwischen der Größe beider ist oft sehr ausgeprägt. Die Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung ist für beide Lappen ungefähr gleich, in transversaler Richtung hingegen sehr verschieden. Der rechte Stammlappen dehnt sich lateralwärts weiter aus als der linke. Auch ragt er, was die Ventralansichten erkennen lassen, meistens weiter herab. Ein Ausdruck für den Größenunterschied ist das Maß der größten Breitendurchmesser an der konvexen Oberfläche. Ich entnehme für einige Formen folgende genauere Angaben.

Cercop. cephus (Fig. 6). Der linke Stammlappen ist schmal, vorn und hinten zugespitzt, in der Mitte am breitesten. Der rechte

Digitized by Google

Lappen ist vorn und hinten breit. Die größten Breiten sind links 2,2 und rechts 3,5 cm. Das Verhältnis beider zueinander beträgt 1 : 1,4.

Cercop. cephus (Fig. 1). Der linke Lappen läuft hinten schmal aus, ist vorn nur wenig breiter. Der rechte Lappen ist in der Mitte am breitesten, vorn und hinten verschmälert. Größte Breite links 3,5, rechts 6,3 cm. Verhältnis beider zueinander 1 : 1,8.

Mac. sinicus (der Fig. 29). Linker Lappen läuft hinten spitz aus, ist vorn am breitesten. Der rechte Lappen ist hinten am breitesten und vorn verschmälert. Größte Breite links 2,2, rechts 3,5 cm. Verhältnis 1 : 1,4.

Ein andres Exemplar (Fig. 31) hat gleiche Formen der Lappen. Die größte Breite beträgt links 2, rechts 3,1 cm. Verhältnis beider zueinander ist 1 : 1,55.

Mac. cynom. (Fig. 21). Der linke Lappen ist hinten spitz, vorn breit, in der Mitte am breitesten. Der rechte Lappen zeigt hinten und in der Mitte die größte Breite. Der Querdurchmesser beträgt links 2, rechts 3,2 cm. Das Verhältnis ist 1 : 1,6.

Nemestrinus (Fig. 19). Der linke Lappen ist hinten und vorn verschmälert, in der Mitte am breitesten, der rechte Lappen ist vorn und in der Mitte am breitesten, hinten verschmälert. Die größte Breite beträgt links 2,9, rechts 5,3 cm, das Verhältnis beider Breiten zueinander 1 : 1,8.

Papio babuin (der Fig. 48). Der linke Lappen ist hinten spitz, vorn abgerundet und etwas verschmälert. Der rechte Lappen hat eine quadratische Gestalt. Die größte Breite ist links 2,1, rechts 3,8 cm. Das Verhältnis beider zueinander ist 1 : 1,8.

Der linke Stammlappen läuft hinten in der Regel spitz oder stark verschmälert aus; er ist oftmals auch vorn spitz oder schmal. Seine größte Breite fällt meistens in die Mitte. Der rechte Lappen ist hinten oftmals sehr breit und auch vorn nicht unansehnlich. Seine größte Breite wird abwechselnd hinten, in der Mitte oder vorn gefunden. Das Größenverhältnis in der Breite beider Lappen schwankt zwischen 1 : 1,4 und 1 : 1,8.

Es fügen sich auch die folgenden Verhältnisse in diesen Breitengrad der Unterschiede ein:

Cercopithecus talapoin	(2,5 : 3,5)	= 1 : 1,4
- *petaurista*	(2,0 : 3,0)	= 1 : 1,5
Macacus cynomolgus (Sihlh.)	(2,7 : 4,5)	= 1 : 1,7
Papio babuin	(2,8 : 5,0)	= 1 : 1,8 (Fig. 49)

Digitized by Google

Abgesehen von gewissen Schwankungen kehren einige Verhältnisse, wie sich hieraus ergibt, unverändert wieder.

e. Fossa pro vesica fellea.

Die Gallenblase ist in die Intestinalfläche des rechten Stammlappens eingelagert. Die Grube für sie geht an der rechten vorderen Ecke der Leberpforte aus und erstreckt sich von hier aus ventralwärts. Eine Linksabweichung von der sagittalen Ausdehnung tritt nicht selten ein; sie bedingt eine Verkleinerung des Feldes zwischen Gallenblase und Längsfurche, so daß von einem sogenannten Lobus quadratus zuweilen nichts mehr besteht. Die morphologische Bedeutungslosigkeit dieses Lappens tritt dann durch das Fehlen desselben hervor. Dehnt sich die Gallenblasengrube von der Pforte in rein sagittaler Richtung ventralwärts aus, so pflegt das Feld eines Lob. quadratus ansehnlich breit zu sein. Die Gallenblase besitzt nachbarliche Beziehungen zuweilen zum Lobus lat. dexter und reicht selbst in die Fissura lateralis dextra hinein. Diese Lage erweist sich als bedeutungsvoll bei der Beurteilung von Erscheinungen an der Leber von Anthropoiden und vom Menschen. Der Vorderrand der Leber wird vom Blasengrunde nach meinen Erfahrungen bei den Cercopithecinae, mit Ausnahme des Falles bei *Cercop. talapoin*, nie erreicht. Eine kleine Substanzbrücke vor dem Fundus ves. felleae verbindet immer noch das rechts und links von der Gallenblase gelegene Feld, was z. B. für die Leber von *Cercop. cynosurus* (Fig. 54) zutrifft. Der Fundus ragt bei *Talapoin* bis zum serösen Überzuge der Bodenfläche.

Es ist eine Allgemeinerscheinung, daß die durch die Gallenblase erzeugte Längsgrube von scharfen Rändern begrenzt und in ganzer Ausdehnung von der Intestinalfläche her zugänglich ist. Bei Halbaffen stellte sich dieser Zustand nur zuweilen ein (*Tarsius* juv., *Microcebus*), unter den Westaffen regelmäßig bei *Ateles* und zuweilen bei *Cebus* (O. c. S. 59, 66).

Die Gallenblase fand oftmals eine tiefere Einlagerung in die Leber bei den Halbaffen, was die Ausbildung von rechten und linken »Flügelläppchen« (*Nycticebus*, *Peridicticus*) zur Folge hatte. Der Zugang zur Gallenblase konnte auf eine Spalte beschränkt bleiben (*Tarsius* adult.), oder völlig fehlen, was bei *Avahi* gefunden ward (O. c. S. 545). Die Überlagerung der Gallenblase durch Flügelläppchen, bei verhältnismäßig geringer Einsenkung, kehrte unter den Westaffen bei *Cebus* wieder (O. c. S. 63, 70, 75). Ein Anklang

Digitized by Google

an eine solche Form ist der Befund bei *Cercopith. cephus* (Fig. 40); er weicht vom typisch Einfachen bei den Ostaffen ab und empfängt höhere Bedeutung durch die Übereinstimmung mit dem Gepräge bei niederen Primaten. Auf Grund der vorgeführten Angaben sehe ich in dem Tatbestande bei *Cercop. cephus* der Fig. 40 (vgl. auch Fig. 7 und 9), die Wiederholung von etwas Ursprünglichem. Der Duct. cysticus liegt in der rechten Ecke der Pforte. Die Gallenblase liegt vor der Pforte frei zutage, ist jedoch weiter ventral von einer breiten Substanzbrücke bedeckt, also in die Tiefe gerückt. Vor der Brücke links wird die Gallenblase wieder im Grunde einer offenen Spalte sichtbar. Der Blasengrund ist wieder tiefer ins Parenchym der Leber eingelassen und bleibt 0,5 cm vom Vorderrande entfernt. Die Gallenblase nimmt fast die ganze sichtbare Breite des Lob. ventr. dexter bis zur Fiss. lat. dextra ein. Ihre Entfernung von der Längsfurche mißt 2 mm. Ein Lob. quadrat. besteht nicht.

Cercopithecus cephus (Fig. 39) besitzt eine tiefe, aber allenthalben zugängliche Gallenblasengrube, welche in ventraler Ausdehnung links an die Längsfurche heranreicht und dabei 0,8 cm vom Vorderrande der Leber entfernt bleibt. Eine ähnliche Linksverschiebung fand sich bei *Ateles* (O. c. S. 81) und auch bei *Cebus* bestand die Verlagerung im gleichen Sinne (O. c. S. 59). Das Feld rechts von der Gallenblase war ausgedehnt, während ein Lobus quadratus links von der Gallenblase vermißt wurde.

Die Verlagerung nach links ist noch ausgesprochener bei *Talapoin.* Dabei ragt der Fundus der Gallenblase über den Vorderrand der Leber hinaus und lagert sich dem rechten und linken Stammlappen an (Fig. 41). An der Intestinalfläche schiebt sich die Gallenblase ventral über die vordere Längsfurche und lehnt sich hier bereits dem linken Stammlappen an. Der linke Rand der Grube fällt auf diese Weise vor der Pforte in die Intestinalfläche und ist ventral in die Tiefe der Leber gerückt. Hier schließt er an die Fossa venae umbilic. an, durch eine Spalte in einen hinteren und vorderen Randteil getrennt.

Bei *Macacus sinicus* ist die Grube in verschiedenen Fällen sagittal gestellt, frei zugänglich und mit scharfen Rändern versehen gewesen. Ihre Entfernung vom Vorderrande beträgt 0,5—0,8 cm, von der Längsfurche in einem Falle 1 cm. Die flache Grube bei *Mac. cynom.* der Fig. 45, 52, 55 teilt bei sagittaler Lage die Intestinalfläche in zwei Felder von etwa gleicher Größe. Der Grund der Blase bleibt 0,7—1,1 cm vom Vorderrande entfernt. Die schmale, aber tiefe Grube von *Mac. nemestr.* der Fig. 43, 44, 53 ist scharf

Digitized by Google

berandet und zieht parallel der Längsfurche ventralwärts. Das Feld links von der Gallenblase ist breit; es entspricht einem Lobus quadratus der menschlichen Leber. Die Entfernung vom Vorderrand schwankt zwischen 0,3 und 1,2 cm. Der Grund der Gallenblase neigt zu einer Ablenkung aus der sagittalen Richtung. Er ist auf Fig. 43 und 53 links, auf Fig. 44 rechts gewendet.

Papio sphinx. Die rechts von der Pforte ausgehende Grube ist nach vorn und rechts gewendet, ist kurz und bleibt 2,5 cm vom Vorderrande entfernt. Das vor und das links von der Gallenblase befindliche Feld ist gleich ansehnlich.

Papio babuin (Fig. 48). Die 1,3 cm breite, flache Grube bleibt vom Vorderrande nur 0,3 cm entfernt; sie hat scharfe Ränder, welche links läppchenförmig sich über die Gallenblase herüberschieben.

f. Läppchen am Lobus centralis dexter.

Läppchen in der Umgebung der Gallenblase.

Cercopithecus cephus (Fig. 40 und 7). Links vor der Pforte setzt sich eine 6 mm breite Substanzplatte ab, welche nach vorn und rechts über die Gallenblase sich hinweg erstreckt und in großer Ausdehnung Körper und Grund derselben bedeckt. Der linke Fundusteil bleibt frei. Die Substanzbrücke verschmilzt mit der Intestinalfläche rechts von der Gallenblase, so daß dieselbe von der Lebermasse fast völlig umgeben ist. Der Befund erinnert an den bei Prosimiern und bei *Cebus*, wo die Gallenblase in das Parenchym der Leber ganz oder teilweise versenkt sein kann. Dies Verhalten tritt auch bei andern Abteilungen auf (vgl. Flower, Rex, Leche).

Macacus cynomolgus (Fig. 52). Der Grund der Gallenblase dringt ventralwärts tiefer in das Leberparenchym ein und ist dadurch von einer Substanzbrücke bedeckt, welche einem wohl abgegrenzten Lappen zugehört. Dieser ist vorn durch eine tiefe, ventralwärts konvexe Spalte abgesetzt, welche in der Nähe der Längsfurche beginnt und vorn rechts von der Gallenblasengrube endigt. Der Lappenstreifen zwischen Gallenblase und Spalte ist 6 mm breit. Die Spalte bleibt gleich weit vom Vorderrande der Leber entfernt.

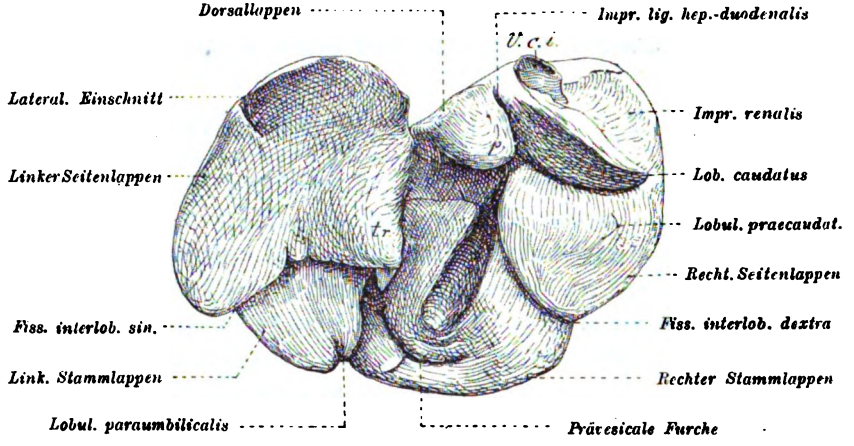
Denkt man sich die Gallenblase im Leberparenchym weiter nach vorn, und zwar bis an die Grenzspalte vorgedrungen, so stellt das Läppchen eine Brücke über die Gallenblase dar. Die Brücke würde sich vom linken zum rechten benachbarten Intestinalfelde der Gallenblasengrube ausspannen. Stellt man sich anderseits den Grund der

Digitized by Google

Gallenblase der *Cephus*-Leber (Fig. 40) weiter dorsal zurückgezogen vor, so würde sich daraus ein Verhalten ergeben, welches mit dem von *Macac. cynomolgus* der Fig. 52 im wesentlichen übereinstimmte. Wir bringen daher das vorliegende Verhalten mit dem vorhergehenden in Beziehung und nehmen an, daß hier ein Rückgang der Gallenblase in dorsaler Richtung vorliegt.

Bei *Cercopithecus cephus* (Fig. 39) besteht ebenfalls ein Läppchen, welches aus dem Felde links vor der Pforte sich abhebt, die Gallenblase links scharf berandet und vorn durch eine Querspalte abgesetzt ist. Diese Spalte gelangt bis zur Hauptlängsfurche; sie gliedert ein

Fig. 52.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus cynomolgus*, von links und unten gesehen. 3/4.

ventrales Feld am »Lobus quadratus« ab. Das dorsale Läppchen ragt mit kurzem, scharfen Rande nach rechts etwas über die Gallenblase hinweg und nimmt eine entsprechende Stelle ein, von welcher die Substanzbrücke im vorigen Falle ausgeht. Eine Grenzspalte wurde dort nicht angetroffen.

Der linke scharfe Rand der Gallenblasengrube ist bei *Talapoin* vorn durch einen Einschnitt gegliedert. Der hintere Abschnitt des Randbezirkes gewinnt dadurch die Eigenschaft eines selbständigeren Läppchens, welches einem Flügelläppchen gleicht (Fig. 41).

Papio babuin (Fig. 48). Es kam zur Ausbildung eines typischen, linken Flügelläppchens der Gallenblase, welches von einem bei *Cephus* (Fig. 40) gefundenen Verhalten, unter Annahme der Rückbildung des rechten Abschnittes der Substanzbrücke, abgeleitet werden kann. Aus dem Intestinalfelde links vor der Pforte hebt sich das flache Läppchen ab, welches die Gallenblasengrube mit scharfem

Digitized by Google

Rande links begrenzt. Ein konvexer Rand begrenzt das Läppchen vorn und links. Eine Horizontalspalte dringt zwischen ihn und den Lob. centr. dexter von vorn her ein. Wie es einerseits mit der Substanzbrücke von *Cephus* der Fig. 40 in Beziehung gebracht werden kann, so geht seine Gleichwertigkeit anderseits mit dem Läppchen bei *Cephus* der Fig. 39 durch die übereinstimmende Lage und die bestehende Grenzspalte hervor.

Beim andern *Babuin* ist eine schräge Spalte erhalten geblieben, welche links bis zur Längsfurche verfolgbar wird. Sie dringt bei einer Länge von 1,1 cm einen ganzen Centimeter tief in das Parenchym ein. Die Fig. 49 bringt die Lage zur Gallenblase und zum Vorderrande zur Anschauung.

Die bei zwei Exemplaren von *Papio maimon* (Fig. 57, 58) auftretenden Ausbildungen vom linken Flügelläppchen sind wie der vorige Befund zu beurteilen. Ein schärfer abgesetztes Läppchen besteht auf Fig. 58. Es begrenzt die kurze Gallenblasengrube, ragt ventral über sie hinaus, ist vorn abgerundet und links durch einen schräg gestellten Rand begrenzt. Eine Horizontalspalte trennt ihn vom Lob. centr. dexter. Das Läppchen trägt neben der Gallenblase ein kleines Anhangsgebilde. Auf der Fig. 57 ist die Läppchenabgrenzung durch eine aus der Gallenblasengrube ausgehende Querspalte abgesetzt, welche weit von der Längsfurche entfernt bleibt.

Bei einem dritten Exemplare von *Papio maimon* ist eine Lappenbildung vorhanden, welche, wie ich glaube, in die gleiche Gruppe gehört, sich aber von den geschilderten Zuständen dadurch unterscheidet, daß die trennende Spalte in schräger Richtung nach vorn und rechts verläuft und in den Vorderrand des Lob. centr. dexter einschneidet (Fig. 56). Die Spalte bleibt von der Längsfurche entfernt. Der durch sie abgetrennte Lappen begrenzt die lange Gallenblasengrube links bis zu deren Fundusstelle; er setzt sich dorsal in die Intestinalfläche bis zur Pforte fort. In wesentlichen Punkten stimmt dieser linke »Flügellappen« mit den zuvor beschriebenen Läppchen überein; in der Ausdehnung ventralwärts unterscheidet er sich von diesen, und durch sie wird das an die Längsfurche grenzende Feld beschränkt. Es ist dreieckig bei der Ansicht von der Intestinalfläche aus.

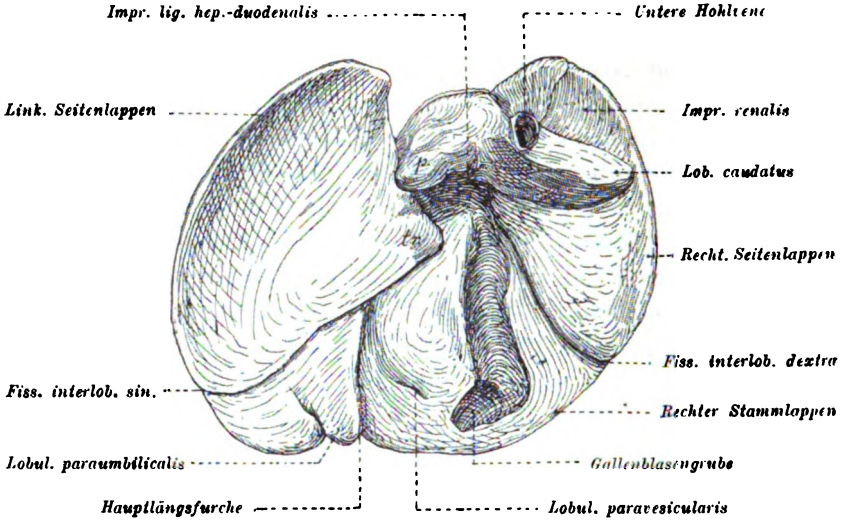
Die individuellen Schwankungen bei *Maimon* sind nicht unerheblich. Reste eines linken Gallenblasenlappens scheinen sich hier in der Regel einzustellen.

Macacus nemestrinus. Zwei Exemplare besitzen Abgrenzungen

Digitized by Google

eines Läppchens. Ein drittes läßt sie vermissen. Die schärfste Sonderung besteht auf der Fig. 43. Der linke scharfe Rand der Gallenblase wird hier durch einen kleinen vorderen und einen längeren hinteren Lappen begrenzt. Beide sind durch eine Querspalte voneinander abgesetzt, welche von der Gallenblasengrube vorn ausgeht und im vorn konvexen Bogen sich nach links wendet. Sie bleibt von der Längsfurche weit entfernt. Der Lappen hinter ihr wölbt sich mittels eines rechts konvexen, blattförmigen Auswuchses über

Fig. 53.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus nemestrinus*, von unten und links gesehen. $^3/_4$.

die Gallenblase hinweg und stellt den linken Abschnitt einer Brücke vor, welche bei *Cephus* (Fig. 40) vollständiger ausgebildet ist. Eine kleine Sekundärspalte zieht, sagittal gestellt, ventralwärts. Die Gestalt des links an die Gallenblase sich anschließenden Lappens gleicht beim andern Tiere (Fig. 53) dem soeben beschriebenen Verhalten. Ein vorderer kleiner Randbezirk ist von einem größeren hinteren durch eine nach rechts vorspringende Ecke geschieden. Diese findet sich an gleicher Stelle, an welcher auf Fig. 43 die Spalte ausgeht. Statt dieser hat hier aber nur noch eine etwas schräg nach links hinten streichende Furche sich erhalten, welche von der Gallenblase ebensoweit entfernt bleibt wie von der Fossa longitudinalis. Es kann wohl kaum beanstandet werden, wenn diese Furche mit der Spalte beim andern Exemplare in genetische Beziehung gesetzt wird. Die Punkte von Übereinstimmung sind zu augenscheinlich.

Digitized by Google

Den letzten Rest einer am »Lob. quadratus« auftretenden Spalte finde ich bei *Cercopithecus cynosurus* der Fig. 54. Die Abgangsstelle von der Gallenblasengrube entspricht ungefähr derjenigen bei *Maimon* (Fig. 57). Die Einmündung in die Fossa longit. liegt am Vorderende der Brücke über derselben. Der Lappen hinter der Spalte wölbt sich mit scharfem, konvexen Rande über den Körper der Gallenblase ein wenig hinweg.

Die Verlagerung der Gallenblase nach links bis an den linken Stammlappen ist bei *Talapoin* die Ursache für die Verdrängung des entsprechenden »Lobus quadratus«-Feldes in die Tiefe. Es ist stark verkümmert, läßt aber trotzdem eine Gliederung des neben der Längsfurche liegenden Furchenrandes in Läppchen erkennen. Eine dorsalwärts in den Rand einschneidende Furche (Fig. 41) trennt ein kleines Läppchen ab.

Jegliche Andeutungen einer Lappenabgrenzung links von der Gallenblase fehlen an einem Exemplare von *Nemestrinus* (Fig. 44), an einigen Individuen von *Cynomolgus* (vgl. Fig. 45), bei *Macac. sinicus* und bei *Papio sphinx.*

Bei *Cercopithecus petaurista* ist der linke, scharfe Randteil der Gallenblasengrube durch drei kleine Einschnitte in läppchenartige Vorsprünge geteilt, von denen zwei sich deutlicher absetzen. Die Gallenblase ist in dorso-ventraler Richtung ausgedehnt und nimmt etwa drei Viertel der Intestinalfläche in dieser Richtung ein. Ob Randkerben wie hier auf die ausgesprocheneren, obigen Zustände direkt beziehbar seien, ist schwer zu entscheiden (vgl. Fig. 42).

Versucht man, die Bedeutung der hier niedergelegten Befunde festzustellen, so muß zunächst die Frage beantwortet werden, ob sie alle in eine natürliche Reihe gehören. Diese Frage ist nach meiner Ansicht zu bejahen, da es sich bei allen Beobachtungen um Lappen handelt, welche durch ihre Lage und ihre Beziehungen zur Gallenblasengrube gemeinsame wichtigste Kennzeichen tragen. Der Vergleich dürfte den Beweis der Gleichwertigkeit der abgegliederten, zu Läppchen gestalteten Felder am »Lob. quadratus« erbringen. Mit der Bejahung der ersten Frage ist auch in gleichem Sinne die zweite beantwortet, nämlich ob diese linken Gallenblasenläppchen einen morphologischen Wert besitzen. Dieser wird, das ist wohl zuzugeben, herabgedrückt durch die Tatsache der Unbeständigkeit der Läppchen, welche nicht allein bei den verschiedenen Species, sondern auch bei den Individuen derselben Species großen Schwankungen unterliegen. Die Variationsbreite hebt aber die

Digitized by Google

morphologische Wertigkeit nicht auf. Wir müssen uns allerdings damit zufrieden stellen, an dem weichen labilen Organ eine gewisse Gesetzmäßigkeit für die oftmals in die Erscheinung tretenden, jedoch sehr verschiedenartig ausgeprägten Bildungen feststellen zu können. Mit der Deutung derselben als Zufallsbildungen können wir uns nicht mehr begnügen. Eine dritte Frage ist, ob der bestentwickelte Lappen, wie er bei *Cephus* der Fig. 40 besteht, für die Ostaffen als ein übertragener, vererbter Zustand betrachtet werden dürfe, demgemäß ein ursprünglicher sei, oder ob er den stammesgeschichtlich jüngsten Zustand vergegenwärtigt. Wenn das letztere der Fall ist, so stellen alle Fälle mit fehlenden Lappen den Ausgangspunkt des betreffenden Bildungsprozesses dar. Ich habe mich, wie auch die Vorführung der Befunde hat zeigen sollen, dafür entschieden, daß die schärfere Absetzung des linken »Flügellappens« ein auf die Cercopitheciden vererbtes, also ein ursprüngliches Verhalten sei, daß es sich beim Fehlen um Ausschaltungen älterer Einrichtungen handele. Die Gründe für diese Auffassung sind die folgenden: 1) Bei *Cerc. cephus* finden sich die primitivsten, bekannt gewordenen Formverhältnisse der Leber. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß die ganz besonders gut entwickelte Lappenform links von der Gallenblase ebenfalls primitiver Natur sei. 2) Der Lappen von *Cephus* schließt die Gallenblase streckenweise ganz von der Intestinalfläche aus. Die Gallenblase ist dann allseitig vom Parenchym umschlossen, tief in dasselbe eingelagert. Derartige Befunde sind bei den niederen Ostaffen, den Anthropoiden und beim Menschen sonst nicht beobachtet worden. Der *Cephus*-Befund kann daher unmöglich als ein weit fortgeschrittener angesehen werden. 3) Eine tiefe Einbettung der Gallenblase in die Leber wird bei Halbaffen oft angetroffen. Die Überlagerung derselben durch ansehnliche Flügellappen ist bei Westaffen eine häufige Erscheinung bei *Cebus*, und diese ist auf die Einrichtungen bei den Prosimiern beziehbar gewesen. Die Vergleichung hat große Übereinstimmung zwischen diesen und dem Tatbestande bei *Cebus* erkennen lassen (O. c., z. B. S. 70, Fig. 12). Letzteres hat als ältere Einrichtung beurteilt werden können, kann als eine progressive unter Angabe von Gründen wohl nicht ausgegeben werden. Die vergleichend anatomischen Gründe dürfen daher vorderhand als stichhaltige zugunsten unsrer Annahme zugelassen werden.

Wenn kein triftiger Einwand gegen die Zusammengehörigkeit aller aufgeführten Fälle von Lappenbildung besteht, so dürfen alle

Digitized by Google

links von der Gallenblase auftretende »Flügelläppchen« als auf den *Cephus*-Befund beziehbar, wahrscheinlich also als Reste von tiefer Einlagerung der Gallenblase in das Leberparenchym gelten. Organe, wie dasjenige von *Macac. sinicus*, an welchen Andeutungen von Läppchen fehlen, werden diesbezüglich die größten regressiven Veränderungen erfahren haben und darin mit den Organen der höheren Primaten übereinstimmen.

Die Tatsache, daß die anatomischen Befunde bei den Cercopitheciden großen Schwankungen unterliegen, erlaubt es nicht, dieselben für Speciesbestimmungen zu verwerten.

Da die Läppchen, Spalten und Furchen links von der Gallenblase trotz ihrer Variabilität aufeinander bezogen werden können und demnach einer gewissen Gesetzmäßigkeit unterliegen, so werden wohl auch gemeinsame Ursachen für ihre Entstehung sich auffinden lassen. Dieselben genauer anzugeben, bin ich nicht imstande. Ich stelle mir aber vor, daß die zuzeiten verschieden stark gefüllte, also ausdehnungsfähige Gallenblase auf das umgebende Leberparenchym einen Einfluß ausüben werde, welcher als Anpassung dieses an die Gallenblase in einer leichteren Verschiebbarkeit sich äußern könne. Letztere ist aber an der Leber nur durch Abgliederung von gewissen Gebieten gegen die Umgebung oder durch Verschmälerung von anfangs kompakten Teilen ermöglicht. Wenn wir die wirksamen Ursachen aus dem Erscheinungskomplexe — ein Versuch läßt sich ja nicht anstellen — abzulesen uns bemühen, so spricht dieser, wie ich meine, nicht gegen die angegebene Deutung. Ich hebe diesbezüglich folgende Punkte hervor. Die bei Halbaffen öfters tief in die Leber eingelassene Gallenblase tritt schon bei diesen oft an die intestinale Oberfläche der Leber. Bei den Westaffen ist ein gleiches Verhalten zu bemerken. Bei den Ostaffen ist die Gallenblase nur ausnahmsweise (*Cephus*) noch in das Leberparenchym vollständiger eingelassen. Wo sie ähnlich wie beim Menschen an der Leberoberfläche nur noch von der Serosa überzogen ist, hat sie eine freie, ungehinderte Ausdehnungsfähigkeit erlangt. Wo sie indessen diesen Grad einer oberflächlichen Lage noch nicht erreicht hat, da erscheint sie durch dünne, zungenförmige Läppchen von der Intestinalfläche der Leber abgetrennt. Dies ist bei *Cebus* und bei *Cephus* der Fall. Diese Läppchen sind, was wir aus dem anatomischen Verhalten annehmen dürfen, in ihrer Lage leicht veränderungsfähig. Wenn der *Cebus*- und *Cephus*-Befund als Zwischenstadien zwischen dem Prosimier- und dem allgemeinen Catarrhinen-Verhalten gelten dürfen, so

Digitized by Google

sind die Abgrenzung zungenförmiger Läppchen und daraus hervorgehende, allmählich anders gestaltete Abgliederungen in der Nähe der Gallenblase bei den Catarrhinen zu verstehen. Hiermit ist in Übereinstimmung zu bringen, daß diese Abgliederungen seltener werden müssen, sobald eine oberflächliche Lage der Gallenblase sich fester eingebürgert hat, was bei den Anthropomorphen und beim Menschen der Fall ist.

Das Auffinden der ursächlichen Erreger der Erscheinungen stößt hier auf Schwierigkeiten; es ist aber nicht aussichtslos. Es ist sehr wahrscheinlich, daß wir einen Einblick in die Organisation der Primaten-Leber auch an deren unscheinbaren, bisher ganz unerforschten Gebieten gewinnen werden; denn unser Bedürfnis wird erst dann befriedigt sein, wenn wir für die Tatsache einer Zerklüftung der Leber in der Umgebung der Gallenblase eine ungezwungene Erklärung gefunden haben. Diese Zerklüftung in Lappen ist für die ausdehnungsfähige Gallenblase zweckentsprechend; sollte sie nicht durch letztere auch verursacht sein?

Läppchen des rechten Stammlappens in der Nähe der Nabelvenenfurche.

Sie sind selten. Bei *Cercop. cephus* (Fig. 40) erhebt sich nahe der Längsfurche ein caudalwärts mit scharfer Kante auslaufendes Läppchen, welches bei guter Abgrenzung gegen das gleichzeitig bestehende Flügelläppchen sich dem Lobus centralis sinister eng anschmiegt.

Macac. sinicus (Fig. 46). Weiter nach vorn, als bei *Cephus*, taucht neben der Nabelvenenfurche ein zungenförmiges Läppchen auf, welches die Furche zugleich begrenzen hilft. Ein von vorn her eindringender Sagittalspalt von 3,5 mm Länge bildet die Grenze.

Ein letzter, hierher vielleicht gehörender Befund ist der von *Papio maimon* (Fig. 56) dargestellte. Er ist bereits anders verwertet worden. Der vom Vorderrande der Leber nach links und hinten eindringende Spalt grenzt ein dreieckiges Läppchen ab, deren Ausdehnung längs der Incis. umbilicalis auffällt.

g. Nebenläppchen am Lobus centralis sinister (Lobulus parumbilicalis).

Nicht selten ist am linken Stammlappen der niederen Ostaffen ein Läppchen abgetrennt, welches die Incisura umbilicalis begrenzen hilft. Die abgrenzende Spalte dringt vom Vorderrande der Leber

Digitized by Google

in sagittaler Richtung ins Parenchym ein und bleibt oberflächlich sowohl an der Intestinal- als auch an der Vorderfläche der Leber erkennbar. An letzterer läuft die Grenzspalte oftmals wieder in die Incisura umbilicalis aus, wodurch das Nebenläppchen unter gleichzeitiger schärferer Abgrenzung bei ventraler Ansicht eine dreikantige Gestalt erhält. Der breitere freie Teil fällt in den Vorderrand der Leber. Der Stiel des Läppchens wird an der Intestinalfläche wahrgenommen. Weicht die Grenzspalte aus der sagittalen Richtung ab, so kann sie bei schräger Stellung einen mit scharfer Kante gegen den Boden der Längsfurche gerichteten Lappen absetzen, dessen Intestinalfläche gegen den Vorderrand der Leber zugespitzt ist und gegen die Pforte zu sich verbreitert (*Babuin*).

Läppchen-Abgliederungen sind in der Nähe der Incisura umbilicalis bei Halbaffen seltene Erscheinungen. Bei *Tarsius* (O. c. Fig. 22, S. 529) wurde ein zungenförmiges Gebilde an genannter Stelle angetroffen, welches dem Lob. centralis sinister zugehörte. Unter den Westaffen trat bei *Cebus* eine Lappenabgliederung auf (O. c. S. 63, Fig. 9 und 10), welche mit den Befunden hier verglichen und gleichgestellt werden darf.

Das verhältnismäßig häufige Auftreten bei den niederen Ostaffen ist also nicht unvermittelt. Von einer Wiederholung früher weit verbreiteter Einrichtungen kann jedoch nicht die Rede sein. Ich möchte mich vorderhand zu der Annahme bekennen, daß die Nebenläppchen in der Nähe der Incis. und Fossa umbilicalis bei den Cercopitheciden eine einigermaßen selbständige Ausbildung erfahren haben. Der Tatbestand ist der folgende:

Cercop. cephus (Fig. 1, 4, 39). In den linken Stammlappen dringt vom Vorderrande her eine sagittale Spalte ein, welche an der Intestinalfläche 4 mm lang ist und an der Vorderfläche, 1,5 cm vom Vorderrande entfernt, in die Incis. umbilicalis einschneidet. Das auf diese Weise abgesetzte Läppchen scheint in die Incis. umbilicalis wie eingelassen zu sein. Es ist mit scharfer sagittaler Kante aufwärts gekehrt.

Cercop. petaurista (Fig. 42). Das Läppchen ist durch eine Spalte abgetrennt, welche vom Vorderrande her eindringt, in sagittaler Richtung 5 mm in den Stammlappen vordringt, dabei 4 mm von der Längsfurche entfernt bleibt. Im Grunde der Grenzspalte lagert das Lig. teres, welches von oben her (Incis. umbilic.) in die Spalte gelangt und gestreckten Verlaufes zum Nabel verläuft. Die Form des Lappens ist aus den Abbildungen zu erkennen.

Macac. sinicus. Durch eine von vorn in den Stammlappen ein-

Digitized by Google

dringende Spalte ist in einem Falle ein schmales, blattförmiges Läppchen abgegrenzt. An einem andern Exemplar (Fig. 46) ist durch eine Sagittalspalte an der Intestinalfläche ein dreieckiges großes Läppchen abgegliedert, dessen Breite 0,8 cm beträgt. Es ragt in die Incis. umbilic. hinein und lehnt sich an den rechten Stammlappen an.

Macac. cynomolgus (Fig. 45). Das Nebenläppchen verhält sich wie im vorigen Falle. Der Einschnitt ist an der Intestinalfläche 2 mm lang; er trifft die Incis. umbil. 1 cm oberhalb des Vorderrandes der Leber. Das Läppchen zeigt bei Ventralansicht eine länglich dreieckige Gestalt. Auf Fig. 52 dringt der Spalt 5 mm in die Intestinalfläche vor; er beginnt unweit der Incis. umbilicalis.

Macac. nemestrinus. Exemplar der Fig. 43. Die das Läppchen absetzende Spalte geht am oberen Ende der Incis. umbil. aus, weicht dann nach links unten ab, gelangt wieder nach rechts, um den Lebervorderrand in der Nähe der Incis. umbil. zu treffen. Das Läppchen ist nur an der Vorderfläche sichtbar. Seine Ränder bilden ein stumpfwinkliges Dreieck mit gegen die Incisur gerichteter Basis. Die Befunde auf Fig. 43 und 53 entsprechen den oben genannten. Die ventro-dorsal gerichtete Spalte dringt in die Intestinalfläche 0,9 cm ein (Fig. 44). Das Läppchen ist von unten gesehen länglich. Der Spalt dringt auf Fig. 53 vom Vorderrande aus nach hinten und links in den Stammlappen vor. Dadurch verbreitert sich das gegen die Längsgrube abgesetzte Lappenfeld sehr ansehnlich in dorsaler Richtung. Aufwärts gegen die Incis. umbil. verschmälert sich das Läppchen.

Es liegen hier sehr verschiedene Ausbildungsgrade eines nach der Lage gleichartigen Gebildes vor. Der bei *Papio babuin* (Sihlh.) sich findende Nebenlappen ist von keilförmiger Gestalt. Seine Spitze liegt am unteren Ende der Incis. umbilicalis. Die obere Kante dringt in den Boden der Längsfurche ein. Eine freie Intestinalfläche beginnt mit 1,2 cm breiter Basis vor der Brücke über der Längsfurche und reicht bei 2,3 cm Länge bis zum Vorderrande. Eine Fläche begrenzt die Fossa venae umbilicalis, eine dritte ist eine Kontaktfläche. Das Läppchen gehört zum linken Stammlappen. Da es sich dorsal bis zur Brücke über der Längsfurche ausdehnt, kann es leicht mit den im nächsten Abschnitte verzeichneten Einrichtungen verwechselt werden.

Wenn die hier vorgeführten Bildungen untereinander gleichwertig sind, so werden sie auch aus gleichen Ursachen entstanden sein. Da diese schwer zu erkennen und bisher unbekannt geblieben sind, so ist auch die Frage der Gleichwertigkeit der Läppchen nicht

Digitized by Google

gelöst. Allgemein wirksame Ursachen können hier kaum vorliegen, da die Unbeständigkeit der Erscheinungen bei Prosimiern, Platyrrhinen und Catarrhinen dagegen spricht. Lokal wirksame Momente werden wohl die Abspaltung der Läppchen in der ventralen Gegend des linken Stammlappens verursacht haben. Ob diese Ursachen gleichartige seien, ist mir festzustellen nicht gelungen. Es ist aber zweifellos, daß das gut abgesetzte Läppchen bei *Cercop. petaurista* (Fig. 42) durch das Eindringen des Lig. teres (hep.-umbilic.) in die Leber von vorn nach hinten auf rein mechanische Weise entstanden ist. Der genau bekannt gewordene anatomische Befund ist hierfür der Beleg. Die Incis. umbilicalis ist aus der Medianebene 7 mm nach rechts abgewichen. Das Lig. falciforme ist rechts von der Medianen an der Leber angeheftet und zieht von dieser medianwärts zum Zwerchfell. Das Lig. teres gelangt als derber Strang zum Nabel und liegt dabei ungefähr in der Medianebene. Es verläßt die Längsfurche am oberen Ende der Incis. umbilic. und dringt von hier in den Grund der Spalte ein, welche den Lobul. parumbilic. vom linken Stammlappen trennt. Da die Breite des Läppchens 4 mm, die Entfernung der rechts verlagerten Incis. umbilic. von der Medianlinie 7 mm beträgt, so befindet sich das Lig. teres der Medianen benachbart, gelangt also, ohne der Deviation der Leber nach rechts zu folgen, ziemlich direkt zum Nabel. Das Lig. teres gelangte also am oberen Ende der Incis. umbilic. zur Vorderfläche der Leber, blieb median gelagert und mußte sich mit der Rechtsverschiebung des Organs von vorn her in die Leber eingraben, einen direkten Verlauf zum Nabel bewahrend. Die anatomischen Verhältnisse sind nach meiner Meinung nicht anders zu interpretieren. Die enge Beziehung des Lig. teres zum Grunde der Spalte am Lobul. parumbilicalis wird daher auf die angegebene Weise zustande gekommen sein.

Der Befund bei *Cephus* der Fig. 1, 4, 39 spricht nicht gegen die gegebene Erklärung der Entstehung von Spalte und Läppchen. Die Spalte liegt nämlich in direkter Verlängerung der Incis. umbilic. nach unten, und das Lig. teres scheint, soweit das Präparat es erkennen läßt, in die Nebenspalte, aber nicht in die Incis. umbilic., eingelassen gewesen zu sein.

An der Leber des jungen *Cephus*-Exemplars sind Spalte und Nebenläppchen nicht scharf ausgeprägt. Es hat sich aber an ihr die Deviation der Incis. umbilicalis nach rechts nachweisen lassen. Sie befindet sich, wie die Figur zeigt, 9 mm von der Medianlinie entfernt.

Die Leber von *Nemestrinus* (Präparat 65, E^b II. 13 der anatom.

Digitized by Google

Samml. Zürich) ließ noch nachträglich die Einlagerung des Lig. teres in die Nebenspalte erkennen, trotzdem diese nicht in direkter Fortsetzung der Incis. umbilicalis nach unten sich befindet.

Bei *Sinicus* der Fig. 30 ist das letztere der Fall; aber die Lage des Lig. teres ist nicht mehr festzustellen gewesen.

Neue Beobachtungen müssen hier noch sicherstellen, was für einige Fälle bereits feststeht, für andre wahrscheinlich ist.

Die Nebenspalte wird, falls sie allenthalben durch das Einschneiden des Lig. teres in die Leber erzeugt worden ist, eine Incis. parumbilicalis oder Incis. umbilicalis secundaria genannt werden dürfen.

h. Läppchen, von der Brücke über der Längsfurche (Fossa venae umbilicalis) ausgehend.

Die bei *Cercop. cynosurus*, *Papio babuin* und *Papio sphinx* beobachteten Gebilde sind untereinander gleichwertig, und zwar durch ihre Entstehung von der Brücke aus, welche über die Fossa venae umbilicalis vor der Pforte sich ausspannt, ferner durch die Einlagerung vor der Brücke in den offen gebliebenen Grubenabschnitt. Diese »Brückenläppchen« sind ventrale Auswüchse der Brücke und können demgemäß erst entstanden sein, nachdem rechter und linker Stammlappen unter dem Lig. venae umbilic. verschmolzen sind. Ihr Auftreten ist also an dasjenige eines andern sekundär entstandenen Organteils engstens gebunden. Die Läppchen hätten, als Weiterbildungen der Längsfurchenbrücke beurteilt, an die obige Darstellung mit Fug und Recht angefügt werden können (vgl. S. 160). Sie sind auf jeden Fall von andern Läppchen der Nachbarschaft streng zu unterscheiden. Die Unterschiede an den Befunden betreffen Form und Ausdehnung.

Cercop. cynosurus (Fig. 54). Die Ursprungsstelle an der Brücke liegt 0,7 cm hinter dem Vorderrande der Leber, bis zu welchem die Spitze des Läppchens sich vorschiebt. Letztere ist etwas abgestumpft. Die Seitenflächen liegen den beiden Stammlappen eng an.

Macacus cynomolgus (Fig. 52). Der Ausgang der Bildung von der Brücke liegt 0,8 cm vor der Pforte. Das Läppchen läuft ventral spitz aus und bleibt 1,5 cm vom Vorderrand entfernt. Es liegt dem rechten Stammlappen innigst an.

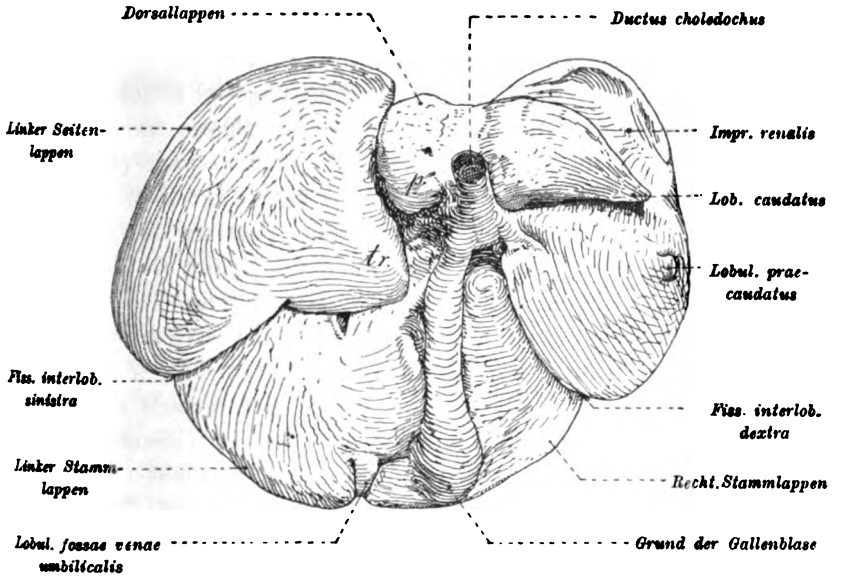
Papio babuin (Fig. 48). Das etwa in der Mitte zwischen Pforte und Vorderrand von der Brücke ausgehende Läppchen läuft vorn spitz aus und fügt sich, von zungenförmiger Gestalt, unter Anschluß in die Längsfurche an die Stammlappen sehr eng ein.

Digitized by Google

Papio sphinx. Die Basis des Läppchens ist von der Brücke rechts und links etwas abgesetzt. Die Spitze ragt bis zum Vorderrande der Leber. Die Intestinalfläche ist links durch einen konvexen, rechts durch einen sagittal gestellten Rand begrenzt. Die Spitze des Läppchens wendet sich dadurch nach vorn und rechts.

Das »Brückenläppchen« tritt bei den Ostaffen nicht als durchaus neues Gebilde auf; denn es wird, wenn schon sehr sporadisch, bei Halbaffen angetroffen. Wir finden es bei *Microcebus* (O. c. S. 532), wo von der Längsfurchenbrücke ein zugespitzter Fortsatz ventralwärts bis zur Incisura umbilicalis sich vordrängt. Auch bei *Cebus* bestehen Bildungen, welche, zugleich zu linken Flügelläppchen der Gallenblase umgewandelt, auf die bei Ostaffen angetroffenen beziehbar sind (O. c. S. 66, Fig. 7, 11). Es besteht für

Fig. 54.



Intestinalfläche der Leber von *Cercopithecus cynosurus*, von unten und links gesehen. $^3/_4$.

letzteren Fall allerdings darin ein Unterschied, daß der von der Brücke sich abhebende und ventralwärts ausgedehnte Lappen zugleich mit dem linken Grenzwalle der Gallenblasengrube inniger zusammenhängt und deswegen auch als Abgliederungsprodukt des rechten Centrallappens gedeutet werden kann.

Wenn schon die Neigung zur Bildung von in die Längsfurche eingepaßten Läppchen bei niederen Primaten erkennbar ist, so liegt

Digitized by Google

doch keine derartig regelmäßige Erscheinung vor, daß bei den Ostaffen von übernommenen Einrichtungen die Rede sein kann. Wir lassen sie vorderhand als solche gelten, welche sich bei ihnen neu einstellen und als eine Weiterbildung der die beiderseitigen Stammlappen in der Gegend des ventralen Längsfurchenabschnittes vereinigenden Brückenbildung auftreten.

2. Stellung der Fissurae interlobares dextra et sinistra.

Die Spalten, welche beide Abschnitte des Stammlappens von den beiden Seitenlappen trennen, dringen von vorn und den Seiten her weit bis gegen die Pforte vor. Hierdurch sind die Seitenlappen mit dem Stammlappen dorsalwärts nur verhältnismäßig wenig fest verbunden, und eine größere Verschiebungsfähigkeit gegen denselben ist ihnen gestattet. Diese kommt bei der Zwerchfellatmung in Betracht. Die Ausdehnung der Spalten in dorsaler Richtung ist linksseitig sehr groß. Die Fissura interlobaris sinistra endigt in der Regel an der Dorsalfläche der Leber, und zwar in der Nähe des Lig. coronarium, zuweilen an der Vereinigungsstelle desselben mit dem Lig. falciforme. Rechterseits reicht die Spalte nur selten bis auf die Dorsalfläche der Leber, was bei *Cercop. cephus* (Fig. 7) und *Nemestrinus* (Fig. 19) der Fall ist. Aber sie dringt hier nicht mehr bis zum Lig. coronarium vor. Ein lateraler Fortsatz des Lig. coron. dextr. erstreckt sich vielmehr zum Ende der Spalte (s. oben). Bei *Macac. sinicus* (Fig. 29), *Macac. cynomolgus* (Fig. 21) dehnt die Fissura interlobaris dextra sich ungefähr bis zur Grenze von Lateral- und Dorsalfläche aus. Bei *Macac. sinicus* (Fig. 31), *Papio babuin* (Fig. 38) und *Sphinx* endigt sie sogar auf der rechten Seitenfläche der Leber. Der rechte Seitenlappen ist also in diesem Falle mit dem Lob. centr. dext. in größerer Ausdehnung verklebt und dadurch in den gegenseitigen Verschiebungen ein wenig beeinträchtigt. An dem durch Verlötung der Lappen einheitlich gewordenen Abschnitte der Dorsalfläche treffen wir das oben beschriebene Auseinanderrücken der Blätter des Lig. coronarium an, wodurch der unbeweglicher gewordene Leberabschnitt zugleich der Dorsalwand der Bauchhöhle sich fester hat anfügen können. In der allmählich sich einstellenden, geringeren Ausdehnung der Fissura interlobaris lateralis dextra in dorsaler Richtung glauben wir also ein Merkmal geringerer Beweglichkeit der nicht gespaltenen Leberabschnitte und einen Vorläufer für das Auseinanderweichen der Blätter des Lig. coronarium dextr. vor uns zu haben.

Digitized by Google

Bei Halbaffen und bei *Cebus* dringt die rechte Spalte dorsalwärts weit vor und erreicht zuweilen noch das Lig. coron. dextrum (*Cebus*; O. c. S. 75, Fig. 15). Die Ostaffen weisen diesbezüglich als primitiv und als abgeändert zu beurteilende Zustände auf. Letztere zeigen den Weg, auf welchem die Einrichtungen bei Anthropoiden und beim Menschen erworben worden sind.

Die Stellung der Flächen, welche die Fissurae interlobares laterales begrenzen, sind auf beiden Seiten verschieden. Die rechte Spalte nimmt sehr häufig eine horizontale Haltung ein. Sie kann aber auch eine schräge sein, in welchem Falle sie mit der Medianebene einen spitzen, aufwärts offenen Winkel von 80 bis 55 Graden bildet. Die Spalte senkt sich dann von lateral und oben nach unten und medianwärts. Die linke Spalte ist in der Regel schräg gestellt und fällt von links lateral und oben nach unten und medianwärts ab. Der von ihr und der Medianebene gebildete Winkel ist in der Regel sehr spitz und beträgt 25 oder 30 Grad. Er erreicht aber zuweilen die Größe von 50 und ausnahmsweise von 80 Graden. Aus der Stellung der Seitenspalten kann mit einiger Sicherheit auf die Größe der Stammlappenabschnitte geschlossen werden. Fällt eine Spalte in die Horizontalebene, so ist der begrenzende Stammlappenabschnitt relativ groß. Derselbe wird um so kleiner, je kleiner der von der Spalten- und der Medianebene eingeschlossene, cranialwärts offene Winkel ist.

Was die während des Lebens ermöglichte Verschiebung der Seitenlappen gegen den Stammlappen betrifft, so wird dieselbe bei der Horizontalstellung der Spalten während der Inspiration in medialer Richtung stattgehabt haben. Bei der Winkelstellung der Spalten trat zu der medialen Verschiebung wohl eine solche in sagittaler Richtung hinzu. Diese Art der Verschiebung wurde dann wohl um so ausgesprochener je spitzer der Winkel sich gestaltete.

Der Größenunterschied zwischen den beiden Stammlappenabschnitten läßt sich einigermaßen nach der Höhendifferenz der an der Dorsalfläche der Leber auslaufenden Fissurae interlobares bestimmen. Die rechtsseitige Spalte steht dorsal in der Regel nicht unerheblich tiefer als die linksseitige. Darin spricht sich die größere Ausdehnung des rechten Stammlappens beckenwärts aus. Eine Ausnahme hiervon macht die Leber von *Nemestrinus* (Fig. 19). Hier stehen die beiderseitigen Spalten nicht nur ungefähr gleich hoch, sondern auch ihre mit der Medianebene gebildeten Winkel sind beiderseits ungefähr gleich groß.

Digitized by Google

Ich lasse eine tabellarische Übersicht über die aufgenommenen Befunde folgen.

	Cranialwärts offener Winkel, gebildet von der Fiss. interlobaris und Medianebene		Höhendifferenz der Fiss. interlobaris an der Dorsalfläche der Leber = Tiefstand rechts
	links	rechts	
1) *Cercopithecus cephus* (Fig. 10)	30°	90°	2,2 cm
2) - - (Fig. 2)	90°	90°	0,8 -
3) - *petaurista*	40°	80°	2,1 -
4) - *talapoin*	80°	90°	1,8 -
5) *Macacus sinicus* (Fig. 29)	30°	90°	2,0 -
6) - - (Fig. 30)	50°	etwa 60°	1,2 -
7) - *cynomolgus*	30°	90°	1,9 -
8) - - (Fig. 25)	50°	60°	1,0 -
9) - *nemestrinus*	80°	80°	0,0 -
10) *Papio babuin*	25°	55°	1,7 -
11) - - (Fig. 37)	35°	120°	1,8 -
12) - *sphinx*	45°	—	2,2 -

Als Ergänzung hierzu sei erwähnt, daß die rechtsseitige Spalte bei *Macacus sinic.* (Fig. 27), abgesehen von der Neigung von lateral oben nach unten und medianwärts, sich auch von hinten nach vorn und abwärts senkt. Ein ähnliches Verhalten liegt bei *Papio babuin* vor. Bei *Sphinx* fällt die Spalte nur nach vorn und unten hin ab, so daß sie von den Frontalebenen in transversal verlaufenden Linien geschnitten wird.

Trotz der erheblichen Verschiedenheiten, welche individueller und genereller Natur sind, ist eine sehr große Gleichförmigkeit in den besprochenen, hauptsächlichsten Punkten bei den Ostaffen zu bemerken. Sie fällt sofort auf, wenn die bei Halbaffen und Westaffen bestehenden Schwankungen zum Vergleiche herangezogen werden. Es sei diesbezüglich daran erinnert, daß bei Prosimiern die Spalten in horizontaler Stellung angetroffen werden (*Nycticebus*), daß beide in eine und dieselbe schräge Ebene fallen können (*Avahi*), daß die rechtsseitige Spalte sogar frontal gestellt sein kann (O. c., S. 552).

Der bei *Nycticebus* vorliegende Tatbestand enthält diejenigen Momente, aus welchen die Befunde bei den Ostaffen ungezwungen abgeleitet werden können, indessen die übrigen Halbaffen meist Sonderausbildungen darbieten.

Digitized by Google

3. Linker Seitenlappen (Lobus lateralis sinister).

a. Größenverhältnisse.

Ein Maßstab für die Beurteilung der Befunde bezüglich deren Indifferenz war hier und da gefunden worden. Die Incisura oesophagea lieferte mir mancherlei Anhaltspunkte hierfür. Die linke, durch den Lob. lat. sin. hergestellte Wandung der Incisur nähert sich einem ursprünglichen Zustande um so mehr, je höher dieselbe ist. Mit der Abnahme der Wandhöhe büßte zugleich der ganze Lappen an Höhe ein, und die Incisur wandelte sich unter diesem Einflusse in einen einfachen Eindruck (Impressio oesophagea) um. Je höher der Lappen im Dorsalgebiete sich zeigte, um so indifferenter war der Befund (vgl. S. 134). *Macac. sinic.* nahm die niederste, *Mac. nemestr.* die höchste Stufe ein. Die Leber der Halbaffen war für diese Feststellungen grundlegend. Sie ließ im Gebiete der Incis. oesoph. große Umwandlungen erkennen. Bei den Ostaffen sprangen solche vielmehr in die Augen. Niedere Befunde bei ihnen klangen an die höheren bei den Halbaffen an. Weiter gebildete Zustände bei den Ostaffen entfernten sich dann aber um ein sehr Erhebliches von den letzteren.

Die Stellung des Ligam. coronarium sinistrum erfuhr bei der Überführung der Incisura oesophagea in einen unansehnlichen Eindruck große Veränderungen. Das Band vertauschte die schräge bis senkrechte Haltung allmählich mit einer rein schrägen und sogar mit einer queren. Das Nähere hierüber findet sich auf S. 153. Bei *Papio babuin* war das höchste Maß der Verschiebung erreicht. Das Ligament war hier quer gestellt, und der ganze Lappen hatte an Höhe Einbuße erlitten.

Die Ausdehnung des linken Seitenlappens in caudaler und in ventraler Richtung war bei Halbaffen eine regelmäßige Erscheinung. Der Lappen nahm Anteil an der Bildung des vorderen Leberrandes, ja er stellte ihn zuweilen ganz allein her (*Peridicticus*, *Tarsius*). Bei den Westaffen war die Anteilnahme des Lob. later. sin. an der Bildung des Vorderrandes sehr häufig ausgesprochen (*Cebus*). Der Lappen konnte aber auch auf die linke Seitenhälfte beschränkt sein (*Cebus* Fig. 12, S. 70 der zit. Arb. und *Ateles*). In diesem Falle hatte er an Volum erheblich verloren. Bei den Ostaffen stellen sich die bei Halbaffen und Westaffen bestehenden Grade der Ausbildung wieder ein, ohne jedoch jemals die extreme Rechtsausdehnung des Lappens von *Peridicticus* und *Tarsius* zu erreichen.

Digitized by Google

In dem Verlaufe des rechten scharfen Randes des linken Seitenlappens, welcher in ganzer Ausdehnung an der Intestinalfläche der Leber zu übersehen ist, äußert sich der Grad der ventralen Ausdehnung des Lappens. So verläuft der rechte Rand nahezu sagittal bei *Macac. sinicus* (Fig. 46) und bei *Papio maimon* (Fig. 56), was eine Beteiligung des Lappens am Aufbau des vorderen Leberrandes, mithin einen Gewinn an Umfang für den Lob. lat. sin. bedeutet.

Der Verlauf des rechten Lappenrandes bildet mit der Medianlinie meistens einen ventralwärts offenen Winkel. Die Größe desselben sowie die Ausdehnung des linken Seitenlappens in ventraler Richtung sind in die folgende Tabelle für die verschiedenen Tiere eingeordnet. Die Größe der Winkel ist wegen der Verschiebbarkeit des linken Seitenlappens nicht genau festzustellen, so daß die Angaben den tatsächlichen Verhältnissen gegenüber sich nur annähernd zutreffend erweisen.

	Größe des von der Medianlinie u. dem recht. Lappenrande gebildeten Winkels	Ausdehnung des Lob. lateralis sin. nach vorn und lateral
1) *Cercopithecus cephus* (Fig. 40)	0°	Mitte des vord. Leberrandes
2) - - (Fig. 39)	30°	Linkes Ende des vord. Leberrandes
3) - *cynosurus* (Fig. 54)	60°	Mitte des link. Leberrandes
4) *Macacus sinicus* (Fig. 46)	20°	Links am Vorderrande
5) - -	50°	- - -
6) - *cynomolgus* (Fig. 45)	45°	- - -
7) - - (Fig. 52)	60°	- - -
8) - - (Fig. 55)	90°	Mitte des linken Leberrandes
9) - *nemestrinus* (Fig. 43)	30°	Links am Vorderrande
10) - - (Fig. 53)	55°	Linker Leberrand zwischen 1. und 2. vorderen Viertel
11) *Papio maimon* (Fig. 56)	10°	Links am Vorderrande
12) - - (Fig. 57)	40°	Linker Rand vorn
13) - - (Fig. 58)	90°	- - in der Mitte
14) - *babuin*	etwa 30°	Vorderrand links
15) - *sphinx*	- 40°	Linker Leberrand vorn

Die Größe des Winkels schwankt zwischen 0 und 90 Graden. Der rechte Rand des linken Seitenlappens kann also sagittal oder von der Pforte aus transversal gerichtet sein. Der linke Seitenlappen kann an der Bildung des Vorderrandes der Leber beteiligt oder völlig ausgeschlossen sein. Bei *Cerc. cephus* (Nr. 1 der Tab.) bildet der Lappen den linken Abschnitt des Vorderrandes, bei *Mac.*

Digitized by Google

cynom. (Nr. 8) und *Cerc. cynosurus* (Nr. 3 der Tab.) breitet der Lappen sich nur bis über die Mitte des linken Leberrandes aus. Dieser Zustand bedeutet den höchsten Grad von Rückbildung des Lob. lat. sin. in dessen Ventralgebiet und kann aus den obigen Gründen nur als ein progressiver gedeutet werden. Aus der Tabelle geht auf das unzweideutigste hervor, daß einerseits der Ausschluß des Lob. lat. sin. vom Vorderrande der Leber oft besteht und sehr ausgeprägt sein kann, daß anderseits in dieser Rückbildungserscheinung kein sicheres Merkmal für die verschiedenen Arten der Hundsaffen vorliegt. Die individuellen Schwankungen sind zu große. Man betrachte diesbezüglich die Verschiedenheiten bei Nr. 4 und 5, Nr. 6 bis 8, Nr. 9 und 10 und bei Nr. 11 und 13 der Tabelle. Die größte individuelle Schwankung findet sich bei *Papio maimon*, wo der maßgebende Winkel einen Unterschied von 80 Graden aufweist, die Anteilnahme und der Ausschluß an der Bildung des Vorderrandes der Leber gleichzeitig bestehen.

b. Processus pyramidalis = triangularis (*tr* der Figuren).

Der Dorsalabschnitt des rechten Randes des linken Seitenlappens behält durch die Anlagerung gegen die linke Fläche des Lig. hepato-gastro-oesophag. und des Lobulus papillaris (Lobus dorsalis) sowie durch die Aufnahme des Oesophagus eine größere Gleichförmigkeit. An der portalen Übergangsstelle in den Ventralabschnitt des rechten Lappenrandes besteht an allen Organen eine Fortsatzbildung, indem der Lappen hier mit einem abgestumpften, an den Rändern stark abgeflachten Höcker nach rechts vorspringt. Die Ränder des Fortsatzes umschließen einen nahezu rechten, ausnahmsweise einen spitzen Winkel, welcher aber nicht unter 70 Grad herabsinkt (Fig. 56, *Papio maim.*). Die Abrundung der freien Ecke des Fortsatzes unterliegt einem größeren Breitegrade der Schwankung.

Es ist bemerkenswert, daß der Fortsatz nicht allein an denjenigen Objekten wahrgenommen wird, an welchen die Abknickung des ventralen Teils gegen den Dorsalabschnitt des rechten Lappenrandes besteht, sondern auch an den Präparaten mit sagittal (Fig. 40, *Cerc. ceph.*) oder nahezu sagittal gestelltem rechten Lappenrande (Fig. 56, *Papio maim.*). An der Leber mit dem ursprünglichsten Verhalten der Ventralausdehnung des Lob. lat. sin., welches wir bei *Cerc. cephus* (Fig. 40) antreffen, und bei welchem ein sagittal gestellter rechter Rand des linken Seitenlappens sich einstellt, ist der Fortsatz besonders gut entfaltet. Er besitzt rechtwinklig zueinander

Digitized by Google

gestellte, freie Ränder, schiebt sich mit der freien Ecke über Längsfurche und linken Teil der Pforte hinweg, und befindet sich dabei vor dem Lobulus papillaris des Lob. dorsalis. Er liegt mit dem schmalen Randabschnitte dem Lob. centralis dexter von unten her auf. Diese Lage kehrt an andern Organen wieder. Die nachbarlichen Beziehungen zum Lobulus papillaris schwanken; diejenigen zur Pforte und zum rechten Stammlappen sind konstanter.

Die Intestinalfläche des Proc. triangularis lagert dem Pylorusteile des Magens auf (*Cercopith. talapoin*) oder schiebt sich von hier aus auf den Anfangsteil des Duodenum vor. Bei *Nictitans* lagert der hintere Rand des Proc. tr. direkt über der kleinen Curvatur und folgt derselben bis zum Pylorus hin, über welchem die Spitze des Läppchens sich befindet. Die enge Lagebeziehung des letzteren zum Lig. hep. gastro-oesophag. kommt auf diese Weise deutlich zum Ausdruck.

Es handelt sich hier um einen regelmäßigen Befund am linken Seitenlappen der niederen Ostaffen. Beim Ausblicke nach der Bedeutung des Fortsatzes scheint mir die Tatsache von einer gewissen Tragweite zu sein, daß derselbe gerade bei *Cerc. ceph.* (Fig. 40) als Begleiterscheinung einer primitiven Lappenausdehnung in größter mir bekannt gewordener Selbständigkeit vorhanden ist. Der Fortsatz ist durch eine sagittale Spalte abgegliedert. Seine freie, rechtwinklige Ecke ragt bis gegen den rechten Teil der Pforte vor. Der schräg gestellte Dorsalrand lehnt sich dem Proc. papillaris an. Der schräge Ventralrand liegt dem Stammlappen auf. Eine von hinten in den Lob. lat. sin. eindringende Sagittalspalte von 1 cm Länge sowie eine von vorn her eingreifende Spalte von 0,25 cm fassen zwischen sich eine Substanzbrücke von 0,5 cm, welche den sonst abgesetzten Fortsatz mit dem Lappen vereinigt. Der Fortsatz empfängt durch die Spalte eine schärfer ausgeprägte Basis, erhebt sich keilförmig gegen die Pforte und grenzt mit einer Dorsalfläche gegen das Lig. hepato-gastro-oesophageum an. Die Intestinalfläche des Fortsatzes stellt gemeinsam mit der angeschlossenen Fläche des Lobus dorsalis eine steil abfallende, nach links gekehrte Wand der rechten Leberhälfte her, welche caudalwärts entfaltet ist.

Das Zusammentreffen der ausgedehnten Abgliederung des Fortsatzes mit dem ursprünglichsten Verhalten der Ausdehnung des linken Seitenlappens bei *Cerc. cephus* macht es wahrscheinlich, aber auch nicht mehr als dies, daß der Befund für die niederen Ostaffen ein ursprünglicher sei. Wenn dem so ist, so muß ein nicht abgegliederter

Digitized by Google

Fortsatz als umgewandelter Zustand beurteilt werden. Die Umwandlung würde dann in einer Wiederverlötung des abgegliederten Fortsatzes mit dem Mutterlappen beruhen und könnte, vielleicht unter gleichzeitiger Rückbildung des Ventralabschnitts des Lob. lat. sin. erfolgt sein.

Diese Deutung halte ich für zulässig. Die Annahme jedoch, daß die Umwandlung in umgekehrter Weise bei den Ostaffen vor sich gegangen sei, stößt bei Verwertung des vorliegenden Materials auf Schwierigkeiten, welche durch die Tatsache entstehen, daß der linke Seitenlappen im Zustande des Besitzes eines nicht abgegliederten Fortsatzes oft als sehr hochgradig umgewandelt beurteilt werden muß.

Solange keine auf erneuten Untersuchungen beruhenden Gründe bestehen, welche die vertretene Meinung zurückdrängen, halte ich den zu einem Nebenläppchen abgegliederten Fortsatz für einen Vertreter der durch die Ostaffen übernommenen primitiven Zustände an der veränderungsfähigen, nur schwer in dem morphologischen Werte faßbaren Leber. Der Fortsatz wäre demnach ein phylogenetisch älteres, auf die Ostaffen vererbtes Gebilde.

Ein Nebenläppchen des Lob. lat. sin. besteht unter den Halbaffen bei *Nycticebus* und *Chiromys* an gleicher Stelle und auch im Zustande der Abgliederung (O. c. S. 405). Der spitze, nach rechts ausgedehnte Fortsatz lagert vor den zum Mutterlappen ziehenden Gefäßen. Er dehnt sich über die Längsfurche aus. Bei *Chiromys* blieb der Fortsatz andeutungsweise abgesetzt.

Das Läppchen wird unter den Westaffen regelmäßig bei *Cebus*, und zwar in allen Graden der Ausbildung, angetroffen. Es erreicht durch Abgliederung größte Selbständigkeit (O. c. Fig. 7, 9, 12, 14). Die sehr umgewandelte *Ateles*-Leber zeigte nur Andeutungen des Läppchens an.

Das Auftreten des Läppchens bei Halbaffen und Westaffen darf als festere Unterlage dafür gelten, daß dasselbe nicht erst bei den Ostaffen sich entwickelt habe, vielmehr auf sie übertragen sei.

Der zum Nebenläppchen oft abgesetzte Fortsatz wurde bei Prosimiern und Plathyrrhinen als Proc. triangularis aufgeführt. Die Bezeichnung ist der Bequemlichkeit wegen beibehalten. Auf den Figuren ist das Gebilde mit *tr* bezeichnet.

Wenn der bei *Cephus* der Fig. 40 gefundene Zustand als der primitivste gelten darf, so lassen sich die Befunde bei den andern Objekten etwa in der folgenden Weise anreihen:

Cercopithecus cephus (Fig. 39). Der Proc. pyram. ist dorsal durch

Digitized by Google

einen 1 cm langen Sagittalspalt, vorn durch einen kürzeren von 2 mm abgesetzt. Fernerhin ist zwischen beiden Einschnitten auf der Intestinalfläche eine 4 mm lange, schmale Sagittalfurche erkennbar, welche als ein Rest ausgedehnterer Abgliederung angesehen werden darf.

Cercopithecus talapoin (Fig. 41). Der Proc. triangul. ist durch eine sagittal gestellte Spalte abgesetzt. Sie ist in der Mitte durch eine 3 mm breite Brücke unterbrochen, erreicht selbst eine Ausdehnung von 2 cm. Ähnliches findet sich bei *Callitrichus*, bei welchem die Sagittalspalte durch eine 3 mm lange Brücke in eine dorsale Spalte von 1 cm und eine ventrale von 0,9 cm getrennt ist.

Dorsale sowie ventrale Grenzspalten zwischen Proc. triangularis und Mutterlappen sind fernerhin erhalten bei:

1) *Macacus sinicus* (Fig. 46). Die dorsale Spalte ist 0,7 cm lang;

2) *Macacus sinicus*. Die Dorsalspalte ist 0,7 cm lang. Ventral ist nur noch eine Randkerbe an Stelle der Spalte wahrzunehmen;

3) *Papio maimon* (Fig. 57). Die Dorsalspalte dringt in querer Richtung 4 mm in den Lob. lat. sin. ein. Ventral besteht eine Einkerbung, welche an der Stelle des eingeknickten Randes sich befindet.

Die Dorsalspalte allein ist erhalten bei:

1) *Cercopithecus patas*. Die Spalte beginnt tief an der Fossa ductus venosi, verläuft leicht gebogen zuerst in querer Richtung, um dann im scharfen Bogen ventralwärts sich zu wenden. Die Spalte wird rasch untief und verstreicht dann völlig;

2) *Cercopithecus sabaeus*. Der freie Dorsalteil mißt 0,7 cm in dorso-ventraler Ausdehnung;

3) *Papio maimon* (Fig. 56). Die beinahe quer verlaufende Grenzspalte ist 1 cm lang. Vorn wird jegliche Andeutung einer Abgliederung vermißt;

4) *Macacus cynomolgus* (Fig. 45). Die Dorsalspalte ist nur noch angedeutet.

Die ventrale Grenzspalte ist erhalten bei:

1) *Cercopithecus cynosurus* (Fig. 54) als deutliche Einkerbung an der Stelle, wo Spalten auch sonst angetroffen werden;

2) *Macacus cynomolgus* (Fig. 52) als zwei nahe beieinander stehende sagittale Einkerbungen;

3) *Macacus nemestrinus* (Fig. 43, 44). Es bestehen mehrere nur untiefe Einkerbungen. Welche derselben der ursprünglichen Grenzspalte entspricht, ist nicht anzugeben;

Digitized by Google

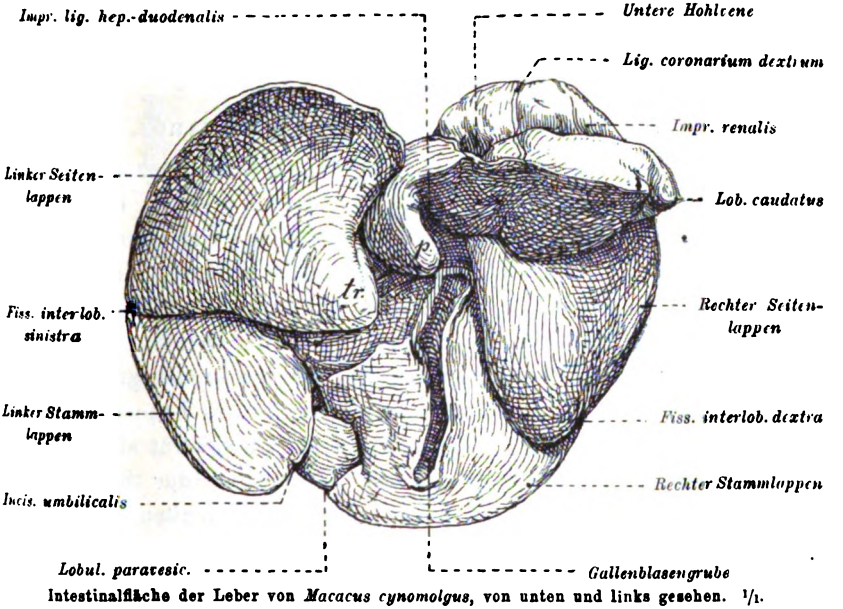
4) *Papio sphinx*. Es bestehen zwei spaltförmige Einkerbungen, welche den stark abgerundeten Proc. pyramidalis vorn begrenzen;

5) *Cercopithecus petaurista* (Fig. 42). Der Proc. triang. ist stark verkümmert und besteht nur noch als eine gleichmäßig abgerundete Vorwölbung, welche nicht weit über die Pforte sich herüberschiebt. Als letzter Rest einer Abgliederung wird an der Grenze vom ersten und zweiten Drittel des vorderen, rechten Randteils eine winzige Spalte bemerkbar. Sie entspricht in der Lage der Grenzspalte andrer Organe und unterscheidet sich von zwei kleinen Einschnitten an dem abgerundeten Vorsprung des Fortsatzes in der Pfortennähe.

Es fehlen alle Andeutungen von Abgliederungen bei:

Macacus cynomolgus (Fig. 55), *Nemestrinus* (Fig. 53), *Papio mormon* (Fig. 58), *Papio babuin* (Fig. 48).

Fig. 55.



Intestinalfläche der Leber von *Macacus cynomolgus*, von unten und links gesehen. 1/1.

Die individuellen Schwankungen sind, was *Macacus cynomolgus* und *Papio maimon* betrifft, nicht unerhebliche. Das ist bei den labilen Verhältnissen der gestaltungsfähigen Leber in keiner Weise auffällig. Die Tatsache aber, daß die individuellen Schwankungen bei *Cercopithecus cephus* die beiden primitivsten Befunde in sich fassen, kann von größerer Tragweite sein, da bei *Cephus* andres Ursprüngliches angetroffen wird.

Digitized by Google

Der Processus triangularis des linken Seitenlappens wird an der kompakten Leber der Anthropoiden und des Menschen vermißt. An seiner Stelle lagert das Tuber omentale, welches Teile desselben enthalten dürfte. Die ständige Verwachsung des linken Seiten- mit dem linken Stammlappen verhindert bei diesen höchsten Primaten eine genauere Analyse.

Die Ursachen für die Abspaltung des Proc. triangularis sind aus dessen Lage zu erkennen. Er schiebt sich über die Längsfurche nach rechts bis an den Lobulus papillaris vor und befindet sich an derjenigen Stelle, wo die Atmungsverschiebungen an der Leber die größten Exkursionen vollführen. Die daraus resultierenden mechanischen Einflüsse sind für die Abgliederung, wie ich annehme, maßgebend gewesen. Mit der Rückbildung des dreieckigen Pfortenvorsprungs vermindern sich diese Einflüsse; sie werden ausgeschaltet, sobald der ganze linke Seitenlappen mit dem Stammlappen verschmolzen ist. Die menschliche Leber entbehrt deshalb eines Proc. triangularis.

c. Einschnitte am linken Lappenrande.

Zerklüftungen am linken Seitenlappen sind, abgesehen vom Proc. triangularis, bei den Ostaffen nicht häufig zu finden. Der Lappen ist in der Regel mit glatten Flächen versehen. Die Cercopithecinae unterscheiden sich hierdurch von den niederen Primaten, deren Lebern auch am linken Seitenlappen vielfach Einkerbungen darbieten. Diese werden an verschiedenen Orten des Lappens der Ostaffen angetroffen, welcher bei verhältnismäßig geringem Umfange in sich geschlossener und gleichförmiger ist. An dem Lateralrande des Lappens tritt ein des öftern wiederkehrender Einschnitt auf. Er scheint sich stets an gleicher Stelle einzufinden, und die Vermutung der jedesmaligen Gleichwertigkeit der Bildung macht einer einigermaßen begründeten Annahme der Homologien Platz. Die Einkerbung am linken Rande des Lobus later. sin. wurde beobachtet bei:

1) *Macacus sinicus* (Fig. 28, 46). Gegenüber dem Proc. pyramid. dringt eine Spalte vom Leberrande aus je 0,5 cm in die intestinale und in die Zwerchfellfläche ein;

2) *Macacus sinicus*. Auch an einem andern Exemplare liegt eine quere Einkerbung vor; sie befindet sich der dorsalen Grenzspalte am Proc. pyramidalis gegenüber;

3) *Macacus cynomolgus* (Fig. 52). Eine 7 mm lange Spalte dringt auf die beiden Lappenflächen vor. Der Leberrand ist durch sie an

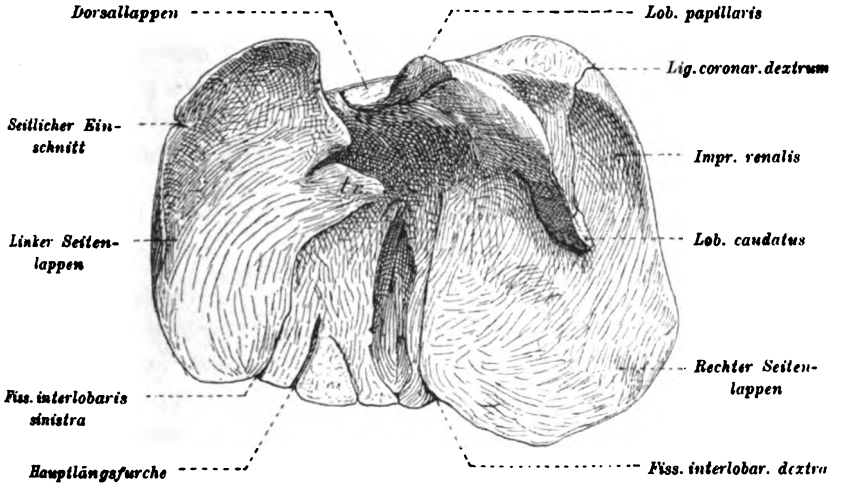
Digitized by Google

der Grenze seines hinteren und mittleren Dritteils getroffen. Die Spalte ist schräg ventralwärts gerichtet. In ihrer Verlängerung liegt die Spitze des Lob. pyramidalis;

4) *Papio sphinx.* Ein 6 mm tief in den Lappen eingreifender Spalt wird vom Seitenrande zur Intestinal- und Zwerchfellfläche verfolgbar. Die Lage unterscheidet sich nicht von derjenigen an andern Objekten;

5) *Papio maimon* (Fig. 56). Gegenüber der Grenzspalte des Proc. pyram. dringt eine Kerbe in den Lateralrand ein; sie ist 3 mm lang

Fig. 56.



Intestinalfläche der Leber von *Papio maimon*, von unten und links gesehen. 3/4.

und nahezu quer gestellt. Sie liegt wie anderwärts an der Grenze von hinterem und mittlerem Dritteile der Randlänge;

6) *Papio maimon* (Fig. 57). Vom Dorsalteile des linken Leberrandes dringt eine schräg vorwärts gewendete Spalte in den Lappen ein. Ihre Länge beträgt 5 mm. Sie befindet sich weiter dorsal als die hintere Grenzspalte des Lob. pyramidalis. Diese Verschiebung darf wohl auf die Einbuße, welche der Lobus later. sin. im Ventralabschnitte erlitten hat, zurückgeführt werden;

7) *Cercopithecus talapoin* (Fig. 41). An der Grenze des dorsalen und mittleren Drittels der Randlänge findet sich eine kleine Einkerbung vor.

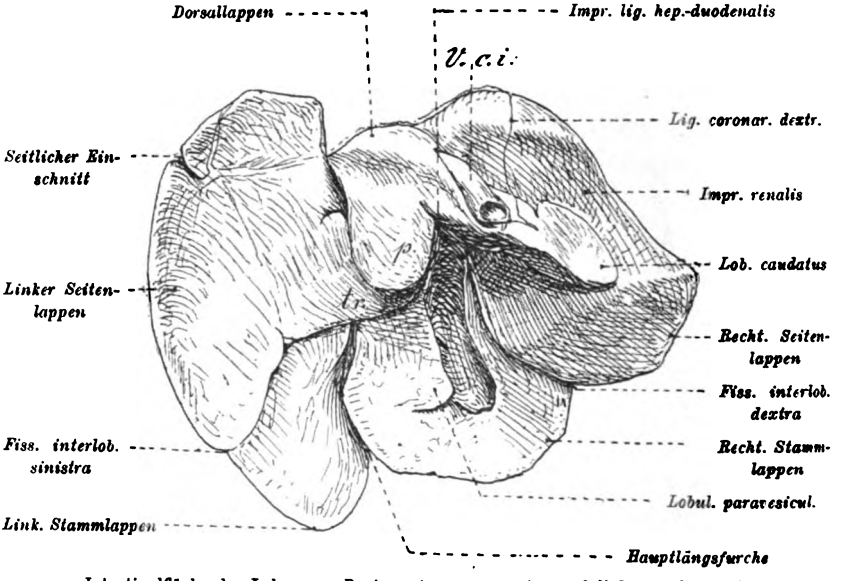
An andern Objekten fehlt ein entsprechender Einschnitt (man vgl. die Fig. 39, 40, 43, 44, 45, 48, 53, 55). Es erhebt sich die Frage,

Digitized by Google

ob ein solcher Einschnitt hier ausgeschaltet worden, der bestehende Einschnitt aber eine typische Bildung an der Leber der Hundsaffen gewesen sei. Wenn diese Frage zu verneinen wäre, so hätte der Zustand ohne Spalte als der Ausgangspunkt für diejenigen mit der bestehenden Einkerbung zu gelten. Mit der Meinung, die laterale Randspalte könne eine Zufallsbildung sein, haben wir bei der oftmaligen Gleichwertigkeit der Befunde wohl nicht zu rechnen.

Die Beantwortung der Frage ist nur durch den Vergleich aller bei der Catarrhinen-Leber vorliegenden Tatbestände mit einiger

Fig. 57.



Intestinalfläche der Leber von *Papio maimon*, von unten und links gesehen. 1/1.

Sicherheit zu erhalten. Dabei könnte der Vergleich mit den Verhältnissen bei niederen Primaten neue Anhaltspunkte ergeben. Diesbezüglich scheint mir wichtig zu sein, daß bei Prosimiern und Westaffen an verschiedenen Orten Einschnitte in den Lob. lat. sin. vorkommen, daß bei ihnen aber auch an einer entsprechenden Stelle, welche bei der Leber der Ostaffen die Spaltung aufweist, derartige Einkerbungen angetroffen werden. Genaueres hierüber findet man zerstreut in den Aufsätzen über Prosimier und Westaffen.

Die Verwertung der vergleichend anatomischen Daten deutet darauf hin, 1) daß die laterale Randspalte bei den Ostaffen nicht neu in die Erscheinung getreten ist, sondern auf Einrichtungen bei

Digitized by Google

niederen Formen beziehbar wird, 2) daß sie sich als die dauerhafteste unter verschiedenen ähnlichen Bildungen erweist, welche fortbesteht, nachdem andre aus der Organisation der Primaten-Leber ausgeschaltet worden sind.

Die laterale Randspalte scheint demnach als eine primitive Einrichtung beurteilt werden zu dürfen, und das Fehlen derselben einem vorgeschrittenen Entwicklungszustande gleichzukommen.

Wenn die Spalte ein phylogenetisch wichtiges Merkmal ist, so wird sie wohl auch eine funktionelle Bedeutung haben. Mechanische Ursachen werden sie ins Leben gerufen und unter Weiterwirkung auch erhalten haben. Es sei in dieser Beziehung darauf hingewiesen, daß ein in zwei Abschnitte zerlegter Seitenrandteil der Leber den Bewegungen des Zwerchfells wohl leichter folgen werde als ein einheitlicher Rand. Die Ursache der Entstehung der Spalten genauer zu ergründen, kann durch ausgedehntere Untersuchungen vielleicht einmal ermöglicht werden.

d. Ligamentum processus triangularis.

Das linke Blatt des Lig. hepato-gastro-oesophageum dehnt sich von der Speiseröhre bis zur Ecke des Proc. triangularis als ein frei über die Fossa ductus venosi ausgespanntes Doppelblatt aus. Man kann von vorn her eine Sonde zwischen dem Lig. proc. tr., dem linken Seitenlappen und dem Grund der Fossa ductus venosi dorsalwärts einführen. Bei *Cercopithecus patas* und *talapoin* finde ich diese Einrichtung sehr gut entwickelt. Bei *Callitrichus* ist das seröse Doppelblatt ebenfalls vom Oesophagus aus bis zur Spitze des Proc. triangularis ausgedehnt, so daß ein von vorn her zugänglicher Recessus zur Ausbildung kommt.

Cercopithecus sabaeus besitzt einen Rest des Lig. proc. triang. in einer feinen Brücke, welche den Proc. triang. etwa in der Mitte seiner rechten Wand erreicht. Bei andern Formen ist die seröse Duplicatur nicht beobachtet worden.

Das Band kann als eine Folgeerscheinung des Auswachsens des Proc. triangul. von hinten nach vorn aufgefaßt werden. Die Serosa wird bei diesem Vorgange vom Oesophagus aus als eine horizontal gestellte Doppellamelle ventralwärts ausgezogen sein. Das Band dient zur Befestigung des freien Randes des Proc. triangul. mit dem Lig. hep.-gastro-oesophageum. Es ist als eine ursprüngliche Bildung zu betrachten.

Digitized by Google

4. Rechter Seitenlappen (Lobus lateralis dexter).

Der rechte Seitenlappen besitzt, wie oben auseinander gesetzt worden ist, bei den einzelnen Formen eine Dorsalfläche von verschiedener Breite und Höhe. Eine Lateralfläche fehlt nirgends. Sie geht zuweilen in eine Ventralfläche über, was bei *Cephus* (Fig. 39), *Nemestrinus* (Fig. 44), *Pap. maim.* (Fig. 56—58) und *Cynoc. babuin* (Fig. 48) der Fall ist. Der Lappen nimmt dann Anteil an der Bildung des vorderen Leberrandes. Oftmals endigt die Lateralfläche vorn, ohne einen Übergang in eine ventrale Wandstrecke zu zeigen. Das ist z. B. bei *Cephus* (Fig. 40), *Cephus cynosurus* (Fig. 54), *Sinicus*, *Cynomolgus* (Fig. 45, 52, 55) und *Sphinx* beobachtet worden. Die Seitenfläche kann aber auch von der Ventralfläche der Leber ganz ausgeschlossen sein, was für *Nemestr.* (Fig. 43) zutrifft. Der Lappen ist dann in dorso-ventraler Richtung erheblich verkürzt.

Eine obere, in die Zwerchfellkuppel hineinragende Fläche ist nur an wenigen Objekten vorhanden. Sie besteht bei *Cephus* (Fig. 1) und bei *Nemestr.* (Fig. 19). Ihr Bestand drückt eine niedere Entwicklungsstufe insofern aus, als sie bei Westaffen ziemlich regelmäßig vorhanden ist (O. c. S. 68). Bei Prosimiern ragte der rechte Seitenlappen noch nicht in die Höhe der Facies superior empor. Der rechte Stammlappen nahm die Stelle ein. Die Breitenzunahme der Leber konnte als Ursache der Erhebung des rechten Seitenlappens ausgegeben werden. Wir nehmen nun wahr, daß bei den Ostaffen der rechte Stammlappen den rechten Seitenlappen wieder von der Fac. superior zu verdrängen vermag. Die Wahrnehmung, daß größere Schwankungen auch hier sich vorfinden, erschwert zunächst die sichere Beurteilung der Verhältnisse.

Die Intestinalfläche zerfällt überall durch die quere oder schräge Auflagerung des Lobus caudatus auf sie in drei Abschnitte: 1) in eine dorsale Impressio renalis, 2) in eine Berührungsfläche mit dem Lob. caudatus, 3) in ein ventral von letzterem befindliches größeres Feld. Der dorsale und ventrale Abschnitt sind voneinander völlig getrennt, wenn die Spitze des Lob. caudat. bis zum rechten Seitenrande der Leber reicht, was oftmals der Fall ist; sie gehen seitlich ineinander über, sobald der Lob. caudatus vom Seitenrande entfernt bleibt. Letzteres Verhalten zeigen *Macac. sin.* (Fig. 31), *Cerc. cynosurus* (Fig. 54), *Mac. nemestr.* (Fig. 43, 44, 53), *Papio babuin* (Fig. 48), *Sphinx* und *Pap. maimon* (Fig. 56—58). Je breiter die Übergangsfläche ist, um so kürzer ist der Lob. caudatus. Der auffallendste

Digitized by Google

diesbezügliche Zustand liegt bei *Babuin* (Fig. 48, 49) und *Nemestrinus* (Fig. 44) vor, bei welchen der Lob. caudat. nur als kurzer Stummel besteht.

Die Impressio renalis bleibt meistens auf den Dorsalabschnitt der Intestinalfläche beschränkt. Zuweilen nimmt sie eine Ausdehnung in sagittaler Richtung an und kann wie bei *Nemestr.* der Fig. 44 zwei Drittel der ganzen Fläche in Anspruch nehmen. Der rechte Seitenrand der Leber ist dann durch den Eindruck in Mitleidenschaft geraten. Bei *Babuin* der Fig. 35 ist die Impressio renalis ebenfalls bis auf den Seitenrand der Leber ausgedehnt und hinterläßt hier einen 4,8 cm langen, tiefen Ausschnitt. Die starke Reduktion und die Schiefstellung des Lobus caudatus stehen mit der Erscheinung im Einklang. Übergänge zwischen den extremen Befunden zeigen die Organe von *Babuin* (Fig. 48), *Maimon* (Fig. 57, 58), *Sinicus* (Fig. 31).

Die Dreigliederung der Intestinalfläche ist als ein sekundärer Zustand für die Prosimier und Westaffen erkannt worden. Der ursprüngliche spricht sich in der Einheitlichkeit der Fläche aus und wird begleitet durch den descendierenden Verlauf des Lobus venae cavae. Bei *Cebus* erhielt sich der primitive Zustand (vgl. O. c. Fig. 9, 14) in zwei Fällen; bei *Ateles* wurde er nicht mehr angetroffen. Die ganz erhebliche Ausbildung des Lob. caudatus bei andern *Cebus*-Individuen sowie bei *Ateles* läßt der Vermutung Raum, daß sie auch für die Ostaffen als Ausgangspunkt bestanden habe. Da wir hier jedoch vorläufig über die Vermutung nicht hinauskommen, so bleibt es auch unsicher, ob eine noch stattgehabte Ausbildung des Lob. caudatus für die Ostaffen angenommen werden müsse, oder ob die Rückbildung eines früher stattlicher gewesenen Lappens anzunehmen sei.

Von größter Bedeutung bleibt unter allen Umständen die Tatsache, daß der Lobus caudatus dem rechten Seitenlappen bei allen Catarrhinen stets aufgelagert ist. Der primitive descendierende Verlauf des Lob. venae cavae scheint völlig ausgeschaltet zu sein. Hierin spricht sich eine der vielen fortschreitenden Umwandlungen der Leberformen bei den Primaten aus.

Die Stellung der Intestinalfläche ist bei *Cephus* (Fig. 39) eine nahezu horizontale, bei bestehender stärkerer Wölbung. Dieses Verhalten macht einer schrägen, ja selbst steilen Haltung Platz. Hierüber war oben die Rede.

Digitized by Google

Nebenfurchen und Spalten — Nebenläppchen.

Furchen und Spalten, welche zur Bildung von Nebenläppchen führen können, werden an zwei Stellen der Intestinalfläche angetroffen. Von der rechten Ecke der Pforte dringt eine Grube oder eine Spalte quer in den Lappen ein. Zuweilen handelt es sich um eine Doppelspalte, um eine ventrale und eine dorsale Bildung. Sie fallen stets mit den hier von der Pforte aus in den Seitenlappen eintretenden Gefäßen zusammen. Gruben, Spalten und Nebenläppchen werden ferner am vorderen Abschnitte der Intestinalfläche, also vor dem Lobus caudatus gefunden. Dieselben sind in verschiedener Weise der Fissura interlobaris oder dem rechten Seitenrande der Leber benachbart und hinterlassen den Eindruck, gleichwertige Gebilde zu sein.

a. Furchen und Einschnitte, welche von der Pforte ausgehen (Incisura praecaudata).

Andeutungsweise werden sie in der Regel wahrgenommen.

1) Bei *Cercopithecus cephus* erstreckt sich von der Pforte aus ein größerer Ausschnitt quer in den Lob. lat. dexter. In ihm liegen die Gefäße. Er ist auf der Fig. 40 vom Lobus caudat. bedeckt. Er setzt sich lateralwärts in einen vorderen und in einen hinteren Einschnitt fort, welche ein kleines gegen die Pforte sich frei abhebendes Läppchen absetzen. Am andern Exemplare werden diese zwei Einschnitte ebenfalls bemerkt (Fig. 39). Der vordere Einschnitt dringt in querer Richtung 2 cm in den Seitenlappen ein und stellt dabei streckenweise eine tiefe Spalte her, welche lateral hakenförmig ventralwärts umbiegt, um auf diese Weise zugleich einen blattförmigen Lappen abzugrenzen, welcher der Intestinalfläche anliegt (Lobul. praecaudatus). Ein hinterer Pforteneinschnitt ist 5 mm lang und liegt unmittelbar vor dem Lob. caudatus. Er scheidet mit der vorderen Incisur wie beim vorigen Exemplar einen portalwärts gerichteten Leberfortsatz ab.

2) Eine Spalte schneidet, von der Pforte ausgehend, in den rechten Seitenlappen bei *Cercopithecus petaurista* 6 mm weit ein (Fig. 42). Sie erstreckt sich ventralwärts, nimmt etwa den dritten Teil der Intestinalfläche ein und endigt unweit der den Lobul. praecaud. umziehenden Spalte.

3) *Macacus cynomolgus.* Von der Pforte aus ist ein vorderer und ein hinterer Eindruck vor der Basis des Lob. caud. bemerkbar (Fig. 45). Ähnliches kehrt bei den andern Exemplaren wieder.

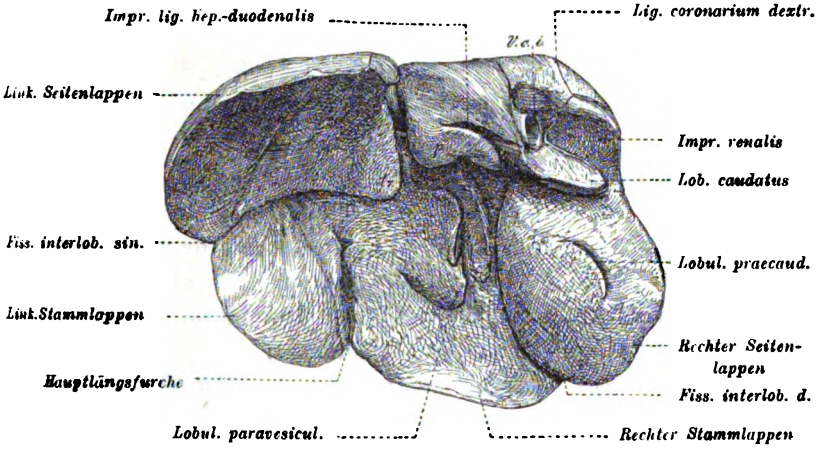
Digitized by Google

4) *Cercopithecus cynosurus* (Fig. 54). Die zum Lob. lat. dexter ziehenden Gefäße hinterlassen einen größeren vorderen, 1 cm langen Ausschnitt und einen kleineren hinteren, vom Lob. caud. bedeckten.

5) *Macacus nemestrinus* (Fig. 43). Etwa 6 mm vor der Basis des Lobus caud. dringt von der Pforte aus eine Furche in den rechten Seitenlappen ein. Sie ist quer gerichtet, als Spalte fortgesetzt und 7 mm lang. Sie befindet sich hinter der Fissura interlobaris, ohne irgend etwas Gemeinsames mit dieser zu haben. — An den Organen andrer Individuen sind ausgeprägte Pforten-Einschnitte nicht nachweisbar gewesen.

6) *Papio sphinx* und *Papio babuin* besitzen in grubenförmigen Vertiefungen Andeutungen der betreffenden Bildungen. Bei *Maimon*

Fig. 58.



Intestinalfläche der Leber von *Papio maimon*, von links und unten gesehen. 1/2.

wird vor dem Lob. caudatus ein querer Ausschnitt angetroffen (Fig. 58). Auch er nimmt die Gefäße auf und liegt hinter dem Ende der Fissura interlobaris.

Gleichwertige, von der Pforte aus quer in die Intestinalfläche des Lob. later. dext. eindringende Spalten werden bei *Cebus* gefunden (O. c. Fig. 9, 11, 14). Es handelt sich demgemäß um keine neu bei den Ostaffen auftretenden Erscheinungen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die quer verlaufenden Spalten die Verschiebungen des ventralen gegen den dorsalen Abschnitt des rechten Seitenlappens begünstigen. Wenn das der Fall ist, so werden wohl die Zwerchfellbewegungen als Hauptfaktoren der Verschiebungen in erster Linie bei der Entstehung der Spalten tätig gewesen sein.

Digitized by Google

b. Abspaltungen von Läppchen auf der Intestinalfläche vor dem Lobus caudatus (Lobulus praecaudatus).

1) Ein Lobulus praecaudatus tritt an einer Leber von *Cercopithecus cephus* (Fig. 39) auf; er nimmt etwa die Mitte der freien Intestinalfläche des rechten Seitenlappens ein. Sein blattförmiges, freies Ende ist lateralwärts gerichtet. Die Abgrenzung erfolgt durch eine von der Pforte ausgehende tiefe Furche, welche lateral rechtwinklig nach vorn umbiegt. Dadurch, daß die Furche den ganzen medialen Teil des rechten Seitenlappens in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt gliedert, erscheint der Lobul. praecaudatus nur als ein seitliches Grenzläppchen des vorderen Lappenabschnitts. Da die Lage des Lobul. praecaud. derjenigen der im folgenden zu schildernden Lobuli praecaudati entspricht, so erhebt sich die Frage, ob dieser *Cephus*-Befund für die Entstehung des Lob. praecaud. nicht von Bedeutung sei. Die von der Pforte ausgehende Grenzfurche würde in diesem Falle das Interesse beanspruchen.

Am jugendlichen *Cephus* fehlt jede Andeutung eines Lobulus praecaudatus.

2) Ein abgegliedertes Läppchen liegt bei *Cercopithecus petaurista* (Fig. 42) vor. Von zungenförmiger Gestalt, sehr stark abgeplattet, ist es medial mit einer 5 mm breiten Basis mit dem Lappen verbunden; es dehnt sich lateralwärts aus, erreicht eine Länge von 1 cm und einen größten dorso-ventralen Durchmesser von 0,6 cm. Es ist von rechts her bis zur Basis abhebbar.

3) *Cercopithecus nictitans* zeigt ein sehr ähnliches Verhalten. Das Läppchen ist hinten, rechts und vorn scharf abgegrenzt, ist aber nur im rechten Abschnitte vom Seitenlappen abhebbar. Dieser freie Teil dringt keilförmig in den Seitenlappen ein. Nach links liegt eine innige Verbindung mit dem Seitenlappen vor. Das Nebenläppchen hat eine quere Ausdehnung von 1,5 cm, bleibt 0,7 cm vom lateralen Leberrande, sowie von der Pforte entfernt; es lagert vor dem kurzen Lob. caudatus, bedeckt vom Duodenum und Colon, deren Berührungsflächen es bilden hilft.

4) *Cercopithecus cynosurus* (Fig. 54). Weiter lateral verschoben, nur wenige Millimeter vom Leberseitenrande entfernt, befindet sich vor der Caudallappenspitze ein Einschnitt von stark gebogenem Verlaufe, mit nach rechts gerichteter Konvexität. Der Einschnitt dringt parallel der Intestinalfläche medianwärts vor und erzeugt einen glatten Nebenlappen mit freiem Lateralrande.

5) *Sabaeus*. Die Basis des Lobul. praecaud. mißt 0,4 cm, die

Digitized by Google

Lappenbreite 0,3 cm. Das unansehnliche Läppchen lagert vor der Spitze des Lob. caud., an der Wallgrenze zwischen der Impr. duoden. und Impr. colica, etwa in der Mitte der Intestinalfläche des rechten Seitenlappens. Er ist vom Vorderrande der Leber 1,2, vom Seitenrande sowie von der Pforte je 1,8 cm entfernt.

6) *Cercopithecus cynomolgus* (Fig. 52). Eine schwache, nach rechts konvexe Furche befindet sich vor der Spitze des Lob. caudatus, an der Grenze des lateralen und mittleren Drittels der Quere der Intestinalfläche.

7) Ausgedehnter ist der Einschnitt bei *Papio maimon* (Fig. 58), und bei *Nemestrinus* (Fig. 44). Er liegt bei beiden ungefähr an gleichen Stellen, ist schräg von hinten nach vorn und rechts ausgedehnt und läßt eine rechts gekehrte Konvexität erkennen. Der Einschnitt dringt schräg nach oben und median vor und erzeugt dadurch ein Läppchen mit freiem rechten Rande. Bei *Nemestr.* ist der Einschnitt 2 cm lang, vorn rechts hakenförmig umgebogen. Er teilt den Vorderteil der Intestinalfläche in einen lateralen und medialen Abschnitt von gleicher Größe. Die Entfernungen der beiden Enden vom Vorderrande der Leber und vom Lob. caud. sind ungefähr gleich groß. Der Befund bei *Maimon* weicht nicht erheblich von demjenigen bei *Nemestrinus* ab.

Zu scharfen Absetzungen von selbständigen Nebenläppchen kam es bei *Macacus sinicus* (Fig. 47) und bei *Papio sphinx* (Fig. 50):

8) *Macacus sinicus.* Vor der Spitze des Caudallappens lagert ein plattes Läppchen, das von der Intestinalfläche durch eine von rechts nach links eindringende Horizontalspalte abgegliedert ist. Es haftet mit einer 7 mm langen Basis dem Mutterlappen fest an, erreicht eine Breite von 6 mm.

9) *Papio sphinx.* Ein wohl abgegliedertes, plattes, zungenförmiges Nebenläppchen ist mit einer 11 mm langen Basis dem Lob. lat. dexter angeheftet. Es dehnt sich nach rechts hin aus und endigt mit abgestumpfter Spitze. Der Querdurchmesser beträgt 13 mm. Die Intestinalfläche des Läppchens läßt einen quergestellten kammartigen Vorsprung erkennen. Die Abgliederung erstreckt sich, durch einen Horizontalspalt bedingt, nach links nahezu bis zur auf der Figur sichtbaren Basis.

Die andern untersuchten Organe zeigten keinerlei Andeutungen von Furchen oder Läppchen an entsprechender Stelle. So wurde ein Lobul. praecaud. bei *Cephus*, *Callitrichus* und *Talapoin* völlig vermißt, in gleicher Weise bei Individuen von *Cynomolgus* (Fig. 24,

Digitized by Google

45, 55), *Inuus* (Fig. 43), *Sinicus* (Fig. 46), *Babuin* (Fig. 48), *Nemestrinus* (Fig. 53), *Maimon* (Fig. 57, 58).

An einer gut erhaltenen Leber von *Babuin* (Fig. 49) läßt sich eine äußerst feine Linie bestimmen, welche, der typischen Grenzfurche eines Lobul. praecaud. entsprechend, als der letzte Rest eines einstmalig bestandenen Läppchens gedeutet werden kann. Genauere Anhaltspunkte hierfür fehlen jedoch.

An der Gleichwertigkeit der verschiedenen vorgeführten Bildungen zu zweifeln, besteht kein Grund.

Der vollkommenste Zustand der an typischer Stelle auftretenden Abschnürungen ist der bei *Sphinx* und *Mac. sinicus*; der am wenigsten ausgeprägte besteht bei *Cynomolgus*.

Die Furchen und Einschnitte, welche zur Läppchenbildung führen, sind insofern keine atypischen, als alle Befunde aufeinander bezogen werden können, und zwar nach Art des Ortes, des Auftretens und des Einschneidens der Spalte in den rechten Seitenlappen. Es ist etwas Planmäßiges in den Bildungen zu erkennen. Wir sind jedoch vorderhand nicht imstande, über die Bedeutung dieser Erscheinungen Bestimmtes auszusagen.

Bei niederen Primaten sind gleichwertige Nebenläppchen am Lob. lat. dexter bisher unbekannt geblieben. Dieser Umstand läßt der Vermutung Raum, daß hier eine Neubildung für die Ostaffen vorliege. Wenn das aber der Fall ist, so werden die Organe ohne Andeutungen von Abspaltungen solche, so sollte man meinen, wohl auch nie besessen haben. Hiergegen spricht eine Reihe sehr gewichtiger Tatsachen. 1) Bei *Cephus* (Fig. 39) geht die Grenzfurche des Läppchens von der Pforte aus. 2) Bei andern Formen (*Petaurista*) besteht das Läppchen und gleichzeitig die Incis. praecaudata, und zwar in einer derartigen Anordnung, daß man sich des Gedankens nicht erwehren kann, die Furche habe einmal mit der Grenzfurche des Läppchens in Verbindung bestanden. 3) Zuweilen ist der Lobul. praecaudat. (z. B. bei *Nemestrinus* Fig. 44) durch eine bis in die Pfortennähe ausgedehnte hintere Furche abgesetzt. 4) Sehr viele Organe besitzen eine verschieden weit ausgedehnte Incis. praecaudata (z. B. *Talapoin*, *Cephus* [Fig. 39], *Nemestrinus*, *Cynomolgus*). 5) Viele Tiere besitzen einen scharf abgegrenzten Lobul. praecaudatus.

Verwertet man alle Zustände, so erscheinen sie im Vergleiche miteinander als verschiedene Entwicklungsstufen einer Reihe, für welche der *Cephus*-Befund als Ausgangspunkt betrachtet werden kann.

Wo daher ein selbständiger Lobul. praecaudat. oder auf ihn

Digitized by Google

beziehbare Furchen angetroffen werden, da werden auch die Furchen einmal bis in die Pforte eingeschnitten haben. Wenn aber nur Incisurae praecaudatae bestehen, so werden dieselben auch an das einstmalige Bestehen von Lobuli praecaud. geknüpft gewesen sein.

Die Verwertung der vielen hierauf sich beziehenden Tatsachen in diesem Sinne erlangen große Bedeutung für die Erklärung von Variationen an der menschlichen Leber.

Der rechte Seitenlappen zeigt an andern Stellen seiner Oberfläche nirgends weder die Anlage von Nebenläppchen noch Einschnitte u. s. f. Er ist mit glatten Wandungen ausgestattet. Auch diese Tatsache spricht für eine morphologische Bedeutung der beschriebenen Bildungen.

Insofern mechanische, von außen auf die Leber wirksame Einwirkungen als Ursachen für die Entstehung der Spalten und Abspaltungen verantwortlich zu machen sind, wird man in erster Linie an die durch die Atmungsbewegungen bedingte Formveränderungen der Leber zu denken haben. Es ist wenigstens verständlich, daß ein eingekerbtes, d. h. gegliedertes, weiches Organ regelmäßige und in bestimmter Richtung sich vollziehende Formveränderungen leichter eingeht als ein massives. Unter solchen Gestaltsveränderungen werden demgemäß Gliederungen an der Leber sich eingestellt haben können. Die Gliederung der Leber in die großen Lappen bei den Zwerchfellatmern sind, wie wir annehmen dürfen, unter der ständigen Tätigkeit der Zwerchfellatmung entstanden. Warum sollte eine gleiche Ursache nicht für die Abgliederungen geringeren Umfanges wirksam gewesen sein? Der *Cephus*-Befund mit einer von der Pforte ausgehenden und quer durch die Intestinalfläche des rechten Seitenlappens ausgedehnten, tiefen Furche läßt in der Tat die so gegliederten Lappen bei der Atmung beweglicher erscheinen und kann durch die Atmungsbewegungen entstanden gedacht werden. Von einem solchen *Cephus*-Befunde können aber alle andern unschwer abgeleitet werden, was oben ausgeführt worden ist. Das Auftreten eines völlig abgesprengten Läppchens wird den durch die Atmung verursachten Krümmungen des rechten Seitenlappens nur von Vorteil bleiben können.

5. Der Hohlvenenlappen = Lobus descendens = Lobus dorsalis = Lobus caudatus.

Der von der unteren Hohlvene nahezu senkrecht durchsetzte Abschnitt der Leber hängt vorn mit dem Stammlappen aufs innigste

Digitized by Google

zusammen. Der rechte Abschnitt des Stammlappens stellt die engste Verbindung her. Links deutet das Ligam. hepato-gastro-oesophageum am Dorsalabschnitte der Leber die Trennung des linken Stammlappens vom rechten Stamm- und Dorsallappen an. Rechter und linker Seitenlappen bleiben mit dem Dorsallappen durch die aus ihnen hervorgehenden und in die Hohlvene sich einsenkenden Vv. hepaticae immer in engerer Verbindung. Die selbständigere Lappenform empfängt das zwischen Stamm- und beide Seitenlappen dorsal eingefügte Gebilde durch die scharf ausgeprägte Fossa ductus venosi sowie durch die Leberpforte, welche stets eine hintere Wand vom Dorsallappen bezieht. An der Dorsalwand stellt die Anheftung des senkrecht gestellten Lig. coronar. dextr. an der Leber die Grenze zwischen Dorsallappen, dem rechten Stamm- und rechten Seitenlappen her. Diese Grenze ist scharf und als Grenzmarke in der folgenden zu verstehen. Das rechte Coronarband heftet sich zwischen Ein- und Austrittsstelle der Hohlvene an einer der Dorsalfläche der Vene entsprechenden Stelle fest. An diese Stelle dringt zuweilen eine Grenzspalte in die Leber bis zur Hohlvene vor. Das ist bei *Cercopith. talapoin* der Fall (Fig. 14), wo der Lob. later. dext. vom Dorsallappen durch die Spalte abgeschieden wird. Aufwärts ist die Spalte fortgesetzt in die rechte Seitenspalte, welche bei *Talapoin* bis an die Hohlvene heranreicht und längs deren rechter Wandung bis zur Austrittsstelle der Vene aus der Leber sich ausdehnt. Das Coronarband ist links von diesem Teile der Fiss. later. dextra dem Dorsallappen angeheftet, wobei seine rechte Lamelle 1 cm tief in die Spalte eindringt und die rechte Wand der Hohlvene überzieht, um dann als Serosa der Spaltenfläche des rechten Stamm- und Seitenlappens sich fortzusetzen. Vor dem Eintritt in die Leber und nach dem Austritt ist die Hohlvene von beiden Lamellen der von hinten her an sie herantretenden Duplicatur in ganzer Circumferenz umgeben. Der Befund bei *Talapoin* ist nur so zu verstehen, daß die Hohlvene in die Leber in dorso-ventraler Richtung hineingerückt ist, daß die Spalten mit und ohne Serosa-Auskleidung als Teilerscheinung der um die in die Leber versenkten Vene zusammenschlagenden Substanzwälle erkennbar geblieben sind, während die Wälle bei andern Formen untereinander verlötet sind, womit die Grenze zwischen Dorsallappen und rechten Stammseitenlappen schwerer zu erschließen ist. Der *Talapoin*-Befund regt zu entwicklungsgeschichtlichen Nachforschungen an.

Die Hohlvene gelangt an der Leber von Anthropomorphen und

Digitized by Google

des Menschen oftmals wieder zur Oberfläche und wird dann zur augenfälligen, rechten Grenze des Dorsallappens. Das Lig. coronarium hat aber an der rechten Lamelle die weitgehendsten Umformungen erfahren, und nur sein linkes ist unverändert geblieben. Die Lappenform wird nicht zum geringsten Teile durch die absteigenden Fortsätze hergestellt, welche ursprünglich von der Hohlvene durchsetzt sind und als Hohlvenenfortsatz bei der Prosimierleber stets angetroffen werden. Diese descendierenden Teile des Lappens haben sich bei den Ostaffen erhalten und weiter ausgebildet; sie treten in einem linken und in einem rechten Fortsatze oder Läppchen auf, welche in der menschlichen Anatomie die Namen »Processus papillaris« und »Proc. caudatus« tragen. Als Lobi gleichen Namens verdienen sie ihrer Größe wegen hier aufgeführt zu werden. Sie traten in ähnlicher Weise bereits bei den niederen Primaten auf. Eine schärfere Abgliederung beider Läppchen vollzieht sich durch die Anheftung des Lig. hepato-duodenale unmittelbar vor dem Lobus caudatus, dem descendierenden Abschnitte des Dorsallappens. Dieser läßt deutlich an sich unterscheiden 1) ein Wurzelstück, welches sich zwischen Stamm- und Seitenlappen einschiebt, 2) einen freien herabhängenden Abschnitt, welcher die Beziehung zur Hohlvene bewahrt und dabei in zwei freier sich gestaltende Läppchen zerfällt: in den Lobus (Lobulus sive Proc.) papillaris und in den Lobus (Processus) caudatus. Diese lassen vorn zwischen sich eine Impressio ligamenti hepatoduodenalis hervortreten.

Die vielen Eigenschaften am Dorsallappen bilden je für sich den Ausgangspunkt für Umwandlungen. Der Dorsallappen erweist sich dadurch als vielgestaltig. Er ist geeignet, um an seinen einzelnen typischen Bestandteilen die Reste primitiver Einrichtungen, sowie die stattgehabten Umwandlungen progressiver Natur aufsuchen zu lassen. Einige derartige Punkte sollen im folgenden besprochen werden.

Die Zerklüftungen an den Hauptlappen sind bei den *Cercopithecidae* nicht reichlich; sie treten sowohl an beiden Centrallappen als auch an beiden Seitenlappen auf und haben allerorts eine Bedeutung durch ihr regelmäßiges Erscheinen. Der rechte Seitenlappen, welcher bei der Säugetierleber durch die Abspaltungen bevorzugt sein soll (LECHE), bewahrheitet dies bei den niederen Ostaffen nicht.

a. Reste einer Incisura oesophagea

haben sich am Dorsallappen der Ostaffen hin und wieder erhalten. Die linke Wandfläche des Lobus dorsalis ist der Rest der rechten

Digitized by Google

Wandung dieser Incisura oesophagea, wie man sie bei Halbaffen antrifft. Fällt diese Fläche steil ab, was bei *Cercopithecus cephus* der Fall ist und bei *Macacus sinicus* in auffallender Weise sich wiederholt, so ist die Übereinstimmung mit dem Verhalten bei *Nycticebus* eine sehr große. Mit der Höhenabnahme des Lob. descendens und der Abweichung desselben nach rechts geht die primitive Einrichtung mehr und mehr verloren. Schlagende Beispiele hierfür geben die Befunde bei *Macacus sinicus* (Fig. 31) und einem Exemplare von *Nemestrinus* (Fig. 44) ab, bei welchen der Proc. papillaris kaum noch über die Intestinalfläche hinaus caudalwärts sich erstreckt. Hier ist die rechte Wandung der Incisura oesophagea in gleicher Weise eingeschmolzen, wie die linke Wand (am Lobus lateralis sin.) bereits allen Ostaffen abhanden gekommen ist. Es handelt sich nur noch um eine Impressio oesophagea. Die Anlagerung der Speiseröhre an den Dorsallappen ist ausnahmslos vorhanden, aber sehr verschieden ausgeprägt. Der Abdruck ist als Längsfurche an den von hinten aufgenommenen Abbildungen in der Regel erkennbar.

b. Die Eintrittsstelle der Hohlvene in den Dorsallappen.

Die Hohlvene ist beim Eintreten in den Lobus dorsalis in gleicher Weise wie bei den niederen Primaten ursprünglich allseitig von Lebermasse umgeben. Dies ist in sehr ausgesprochener Weise bei *Cercop. cephus* (Fig. 2, 9) der Fall. Hier liegt keine Flächenstrecke der Hohlvene frei zutage. Schmal sind allerdings die Belege an deren linker und dorsaler Wandfläche. Das Leberparenchym reicht vorn, links und rechts nahezu gleich weit herab.

Es läßt sich zeigen, daß Strecken der Wandfläche der Hohlvene bei den Ostaffen allmählich der Umsäumung durch Lebermasse verlustig gehen, so daß die Vene streckenweise dann frei liegt. Die dorsale und die rechte Fläche zeigen solche Veränderung. Die Umwandlung kann soweit gehen, daß die Hohlvene beinahe in der ganzen dorsalen Ausdehnung sich aus dem Leberparenchym loslöst und, von hinten her gesehen, wie in eine senkrechte Rinne eingesenkt erscheint. Ein derartiges Verhalten stellte sich bereits bei einer hochgradig umgewandelten *Ateles*-Leber ein (O. c. Fig. 17). Bei den niederen Ostaffen ist ein so extremer Zustand niemals verwirklicht worden, indem die Vene doch wenigstens nahe der Austrittsstelle aus der Leber noch allseitig vom Parenchym umgeben bleibt.

Die Befunde lassen sich nach dem angegebenen Gesichtspunkte

Digitized by Google

bezüglich ihrer genetischen Stellung unschwer gruppieren. An das Verhalten bei *Cephus* (Fig. 2) lassen sich die folgenden Entwicklungsstadien anfügen:

1) Die Hohlvene ist beim Eintritt in den Lobus dorsalis an der linken, rechten und der vorderen Fläche von der Leber umgeben. Sie bleibt an ihrer dorsalen Wandfläche eine Strecke weit frei, um erst weiter cranialwärts auch hier umschlossen zu sein. Solch Verhalten liegt vor bei *Papio babuin* (Fig. 38) und *Sphinx* (Fig. 33), bei welchen die Dorsalfläche allerdings in weitester Ausdehnung bereits frei liegt.

2) Die Hohlvene ist beim Betreten des Lob. dorsalis nur links und vorn von der Lebermasse umgeben. Dorsale und rechte Wandfläche bleiben eine Strecke weit unbedeckt. Die Nebenniere schiebt sich in die so entstehende Nische zwischen Vene, Lob. caudatus und Lob. lateralis dexter ein. Dieser Zustand ist verwirklicht bei *Cercop. cephus* (Fig. 10 und 40), *Macacus sinicus* (Fig. 31), *Cercop. cynom.* (Fig. 21). Es handelt sich auch hier um verschiedene Entwicklungszustände, welche durch die Höhenunterschiede des Lob. dorsalis sich unterscheiden.

3) Den höchsten Grad der Befreiung der Hohlvene an dorsaler und rechter Wandfläche finde ich bei *Nemestr.* (Fig. 19 und 43), wo das betreffende Verhalten in einer Ausdehnung von 1,2 cm eingetreten ist. Die Hohlvene ist beim Betreten des Lob. dorsalis nur noch an der linken Fläche und dem linken Abschnitte der vorderen Fläche von Lebermasse umschlossen; sie bleibt an der dorsalen, an der rechten Fläche, sowie am rechten Abschnitt der vorderen Wand unbedeckt. Die Ursache für das Unbedecktbleiben auch der rechten Vorderfläche ist in der ventralen Richtung des Lobulus caudatus zu suchen.

4) Die Höhenausdehnung der freien Strecke der Venenwandung erreicht dorsal das größte Maß. Bei *Cynocephalus babuin* ist nur noch das craniale $^3/_8$ der Dorsalwand der Vene in die Leber ganz eingebettet. Die Brücke zwischen Dorsal- und rechten Seitenlappen, welche dorsal die Vene bedeckt, ist äußerst dünn. Bei *Ateles* war auch diese Substanzbrücke geschwunden, so daß die Hohlvene in ganzer Ausdehnung dorsal frei zutage lag.

Bei *Papio sphinx* (Fig. 33) blieb die Hohlvene in der oberen Hälfte der Höhe des Lob. dorsalis von Lebermasse noch bedeckt.

Wenn schon eine wie bei *Ateles* erfolgte, vollständige Reduktion des dorsalen Substanzmantels bei den niederen Ostaffen nicht beob-

Digitized by Google

achtet worden ist, so bleibt es immerhin wahrscheinlich, daß eine solche gelegentlich wird angetroffen werden können. Die Tatsache, daß die Reduktion hier in den ersten Stadien angetroffen wird, bleibt von größter Bedeutung, da die höheren Grade der Rückbildung auch bei den höher stehenden Primaten sich einzustellen pflegen. Wir können jetzt nicht mehr daran zweifeln, daß die Lage der Hohlvene in einer Dorsalfurche der menschlichen Leber von dem Zustande abgeleitet werden muß, in welchem sie einen allseitig von Lebersubstanz umwandeten Kanal ausfüllt. Das, was die vergleichende Anatomie für die menschlichen Verhältnisse sicherstellt, wird sehr wahrscheinlich einmal auch die Entwicklungsgeschichte in das rechte Licht rücken.

c. Austrittsstelle der Hohlvene aus der Leber.

Die untere Hohlvene verläßt die Leber im Dorsalteile der oberen Fläche des rechten Stammlappens. An der Austrittsstelle ist letzterer innigst mit dem erst weiter abwärts sich absetzenden Hohlvenenlappen verschmolzen. Das austretende Gefäß ist von den Blättern des Lig. coron. dextr. umgeben. Dieselben schließen sich hinter der Vene wieder aneinander und ziehen senkrecht am Lob. venae cavae caudalwärts. Die Austrittsstelle befindet sich bei allen Formen rechts von der Übergangsstelle des Ligam. falciforme in das Lig. coronarium. Diese Lage kommt bei Dorsalansichten und Abbildungen der oberen Fläche stets zum Vorschein. Die Größe der Entfernung vom Lig. falciforme wechselt. Sie ist klein bei verhältnismäßig schmalen, größer bei breiteren Organen. Hierfür bieten die individuellen Verschiedenheiten bei *Cercop. cephus* der Fig. 2 und 10 und namentlich bei *Mac. sinicus* der Fig. 29 und 31 treffende Belege. Ich finde die Austrittsstelle meistens in ungefähr gleicher Höhe mit dem Orte des Zusammentreffens von Lig. falcif. und Lig. coronar. Zuweilen liegt die Stelle etwas höher, zuweilen etwas tiefer.

Die Strecke zwischen Austrittsstelle von Hohlvene und Ende des Lig. falciforme ist durch Lebervenen eingenommen, welche vom Lob. lat. sin. und Lob. centralis sinister herstammen. Die Einlagerung dieser Lebervenen in das Lig. coronar. bedingt ebenso wie diejenige der Hohlvene ein Auseinanderweichen der beiden Blätter. Sind diese an der Leberanheftungsstelle nicht auseinander gewichen, so findet man die genannten Lebervenen tiefer ins Parenchym eingebettet, was bei *Macacus nemestrinus* und *Macacus sinicus* der Fall ist.

Digitized by Google

d. Ausmündungsstellen der Lebervenen in die Hohlvene.

1) Der Lebervenenstamm des Lobus later. sin. verläßt diesen links vom Lig. falcif. (Fig. 18) oder gerade unterhalb desselben (*Cerc. ceph.* Fig. 9). Er senkt sich in die Hohlvene an deren Austrittsstelle aus der Leber ein.

2) Der Lebervenenstamm des Lob. centralis sin. verläßt diesen rechts vom Lig. falciforme. Die Einmündungsstelle in die Hohlvene liegt an deren linken Fläche kurz nach dem Austritte aus der Leber.

3) Die Lebervene des Lobus centralis dexter senkt sich direkt in die Vorderwand der Hohlvene ein, und zwar kurz vor deren Austreten aus der Leber.

4) Die Lebervene des Lobus lateralis dexter senkt sich von vorn und rechts her etwa in der Mitte der Verlaufsstrecke der Hohlvene durch den Lobus descendens ein.

5) Die Lebervenen des Lobus venae cavae (Lob. descend.) münden als kleine Äste in der ganzen Verlaufsstrecke der Hohlvene durch die Leber aus. Eine größere Vene, aus dem Proc. caudatus stammend, senkt sich in den unteren Abschnitt der Hohlvene ein. Die Einmündungsstellen liegen an der vorderen und medialen Wandfläche der Hohlvene.

Eine genauere vergleichend anatomische Untersuchung über die Ausmündungsstellen der Lebervenen ist erwünscht, und was hier nur andeutungsweise behandelt ist, müssen daher spätere Forschungen ausführlich bringen.

e. Der Lappen als Dorsalwand der Leberpforte.

Der Dorsallappen bildet allgemein die Hinterwand der Pforte in deren ganzer Breite. Links hebt sich der Proc. s. Lobulus papillaris von der Dorsalwand der Pforte ab. Rechts von ihm erkennt man den senkrechten Eindruck, welchen das Ligam. hepato-duodenale am Dorsallappen hinterläßt. Rechts von dieser Impressio ligamenti hep.-duodenalis erstreckt sich der Lobus caudatus von der dorsalen Pfortenwand frei nach rechts. Die rechte Wand der Pforte wird in der Regel vom rechten Seitenlappen gebildet, dessen scharfe Abgrenzung vom Lobus caudatus auf diese Stelle fällt.

Nur selten treten vom angegebenen Verhalten Abweichungen zutage. Sie bestehen erstens in dem Übergreifen des Lobus caudatus von der dorsalen auf die rechte seitliche Wandung der Pforte. Dies Verhalten ward bei *Macac. sinicus* (Fig. 46, 47) angetroffen. Zweitens kann zwischen Lobus caudatus und rechtem Seitenlappen eine Ver-

Digitized by Google

wachsung erfolgen, wodurch der letztere in die Begrenzung der dorsalen Pfortenwand hineinbezogen wird. Ein solcher Befund liegt bei *Macac. nem.* (Fig. 44) und *Papio babuin* (Fig. 49) vor. Er ist ein Vorspiel des bei den Anthropoiden weiter geführten Vorganges.

An andern Objekten bildete der Dorsallappen die Pfortenwand in ganzer Breite.

Verschiedenheiten äußern sich in der Breite der Pforte, welche wohl stets in unmittelbarster Abhängigkeit von der Breite des Dorsallappens sich befinden. Große Unterschiede stellen sich in der Höhe der Dorsalwand der Pforte ein. Je höher dieselbe ist, um so mehr dehnt sich der ganze Hohlvenenlappen in caudaler Richtung aus, was einem primitiveren Verhalten sich nähert. Die Angaben über die verschiedene Länge des Lobus dorsalis in caudaler Richtung gewinnen hier wieder an Bedeutung. Eine auffallende Höhenabnahme der Dorsalwand der Pforte ist bei *Mac. sinicus* (Fig. 31), *Nemestr.* (Fig. 44) und einigen andern Formen nachzuweisen, welche als Sekundärerscheinung sich erheblich vom ursprünglicheren Verhalten bei *Cerc. cephus* (Fig. 40 und 39) unterscheidet. Auch hier sind die individuellen Schwankungen erhebliche, so daß ein Species-Merkmal nicht vorliegt.

Was die relative Breite der dorsalen Pfortenwand betrifft, so kann für deren Schätzung als Maßstab die Lage des Hohlvenen-Eintrittes zur Pforte herangezogen werden:

Cercopithecus cephus (Fig. 39) zeigt das indifferenteste Verhalten durch die Lage der Venen-Eintrittsstelle hinter dem mittleren und rechten Drittel der Pfortenbreite; am andern Exemplare (Fig. 40) liegt die linke Wandfläche der Hohlvene hinter der rechten Ecke der Leberpforte.

Bei *Nemestrinus* befindet sich die Cava inferior das eine Mal dorsal von der rechten Pfortenecke (Fig. 43), das andre Mal aber liegt die Vene in ihrer ganzen Breite rechts von der Pforte und zwar entfernt sich ihre linke Wandfläche 7 mm von der rechten Pfortenecke (Fig. 53).

Bei *Sinicus* der Fig. 46 befindet sich die Hohlvene hinter der rechten Ecke der Pforte, entfernt sich beim andern Tiere aus dem Bereiche, indem die linke Fläche der Vene 4 mm von der rechten Ecke der Pforte nach rechts verlagert ist.

Bei *Cercopithecus cynomolgus*, *Cynocephalus babuin* und *Cynocephalus sphinx* findet sich die Hohlvene gerade dorsal von der rechten Ecke der Pforte.

Digitized by Google

Die Bestimmungen sind bei senkrechter Stellung der Hohlvene und beim Legen des Querdurchmessers durch die weitest dorsal gelegenen Leberränder getroffen worden.

Individuelle Schwankungen fehlen auch hier nicht. In allen Fällen mit einem descendierenden Verlauf des Hohlvenenlappens bei Prosimiern und bei *Cebus* (O. c. Fig. 9 und 14) liegt die Hohlvene dorsal von der Pforte. Dieser Umstand ist ausschlaggebend bei der Beurteilung der Befunde bezüglich der Indifferenz bei den Ostaffen. Es ist nicht überraschend, daß das als primitivst beurteilte Organ bei *Cephus* (Fig. 39) auch die ursprüngliche dorsale Lage der Hohlvene zur Pforte aufweist. An allen andern Organen ist eine Verschiebung der Pforte zur Hohlvene eingetreten. Wenn wir die Lage der Hohlvene als eine verhältnismäßig konstante ausgeben dürfen, so leiten wir aus ihr ab, daß die rechte Wandung der Pforte bei den Ostaffen allmählich eine Verschiebung nach links erlitten hat. Diese kann aber nur unter der Entfaltung des rechten Seitenlappens nach links erfolgt sein.

f. Höhe des Dorsallappens.

Sie ist an allen Lebern, welche mir zurzeit zur Verfügung gestanden haben, genau gemessen worden. Als oberen Meßpunkt habe ich die Strecke des rechten Lig. coronarium gewählt, welche zwischen dem Lig. falciforme und Hohlvene liegt. Der Lappen ist durch sie meist sehr scharf cranialwärts abgegrenzt. Die Maße sind des öftern verwertet. Sie sind nötig für die Bestimmung des Größenverhältnisses zwischen Höhe des Dorsallappens und Leberbreite. Die Maße und das Verhältnis beider zueinander mögen hier folgen.

	Höhe des Dorsallappens	Breite der Leber	Verhältnis beider zueinander
1) *Cercopithecus talapoin* (Fig. 14)	4,0 cm	4,8 cm	1 : 1,2
2) *Macacus cynomolgus* (Fig. 25)	3,0 -	7,0 -	1 : 1,23
3) *Cercopithecus petaurista*	3,1 -	5,0 -	1 : 1,4
4) - *cephus* (Fig. 10)	3,5 -	5,5 -	1 : 1,6
5) *Macacus sinicus* (Fig. 29)	3,3 -	5,3 -	1 : 1,6
6) - *cynomolgus* (Fig. 21)	3,0 -	5,2 -	1 : 1,7
7) *Papio sphinx*	3,5 -	6,3 -	1 : 1,8
8) *Cercopithecus cephus* (Fig. 2)	4,0 -	7,8 -	1 : 1,95
9) *Papio babuin*	3,1 -	6,0 -	1 : 2,0
10) *Macacus nemestrinus* (Fig. 19)	3,0 -	6,5 -	1 : 2,17
11) - *sinicus* (Fig. 31)	2,9 -	6,5 -	1 : 2,2
12) *Papio babuin* (Fig. 49)	2,8 -	7,0 -	1 : 2,5
13) *Macacus nemestrinus* (Fig. 44)	2,8 -	7,5 -	1 : 2,7

Digitized by Google

Der Breitendurchmesser der Leber ist bestimmt nach der senkrecht zur Hohlvene stehenden Transversalen. Obenan steht *Cercop. cephus* (Fig. 40) mit dem Verhältnisse von 1 zu 1,6. Von diesem indifferenten Zustande ist der Befund bei *Macac. nemestr.* (Fig. 44) am meisten entfernt. Hier ist das Verhältnis zugunsten der Leberbreite gestiegen und beträgt 1 : 2,7. Bei Prosimiern sinkt das Verhältnis auf 1 : 1. So beträgt z. B. bei einem Exemplare von *Nycticebus* die Höhe des Hohlvenenlappens ebenso wie die Breite der Leber ungefähr 3,4 cm. Bei andern Formen ist das Verhältnis durch die Breitenzunahme des Organs verschoben. Die Leber der Westaffen ist wie bei den Ostaffen sehr stark abgeändert. Das Verhältnis schwankt bei *Cebus* zwischen 1 : 1 und 1 : 2,3. Bei *Ateles* beträgt es sogar 1 : 3,5, so daß das Verhältnis zwischen Breite des Organs und Höhe des Dorsallappens um ein Bedeutendes dasjenige des in dieser Hinsicht am meisten umgewandelten Organs von *Babuin* überflügelt hat.

Die obige Tabelle lehrt einerseits die Unbeständigkeit des gegenseitigen Verhältnisses beider Maße. Das zeigen die individuellen Schwankungen. Sie lehrt anderseits, daß so niedere Verhältnisse, wie sie bei Prosimiern (*Nycticebus*) und Westaffen (*Cebus*) im Größenverhältnis von 1 : 1 angetroffen werden, bei den Cercopithecinen nicht mehr wiederkehren, daß aber die Veränderungen bei den letzteren die Höhe wie bei *Ateles* nicht erreichen.

g. Dorsalfläche.

Sie reicht in cranialer Richtung bis zur Austrittsstelle der Hohlvene. An ihr beteiligen sich das Basalstück des Lappens und die caudalwärts herabhängenden Teile des Hohlvenenfortsatzes, von welchen der linke Abschnitt mit seinem Lobulus papillaris den Hauptanteil nimmt.

Das Basalstück spiegelt in seinen Veränderungen am meisten die Umgestaltungen des Gesamtorgans wieder, da es fest zwischen Stamm- und Seitenlappen eingelassen ist, die ständige Hohlvene umschließt und außerdem an das Ligam. hepato-oesophago-gastro-duodenale anschließt, wodurch es zugleich an der Begrenzung der Leberpforte sich beteiligt.

Die Höhe der Dorsalfläche unterliegt großen Schwankungen, welche durch Vergleich der Einzelformen sofort dem Beobachter auffallen, sich aber auch in Zahlenwerten zum Ausdruck bringen lassen,

Digitized by Google

sobald man die Höhenmaße des Lappens entweder in Relation setzt zu dessen Breite oder zur Breite der ganzen Leber.

Die variable Lappenbreite kommt zum Ausdruck, wenn man das Breitenmaß mit der Breite des Gesamtorgans vergleicht.

Wir stoßen beim Auffinden genauerer Werte insofern auf Schwierigkeiten, als die Breitenausdehnung nach rechts wegen der oftmaligen engeren Verschmelzung mit dem Lob. later. dexter nicht genau angegeben werden kann (vgl. *Nemestr.*). Die gefundenen Werte sind immerhin beachtenswert, wenn wir die rechte Wand der Hohlvene als rechte Grenze der Breite annehmen, welche eine gewisse Konstanz darbietet.

Wir dürfen nach allen früheren Mitteilungen über die hier berührte Frage damit rechnen, daß eine hohe dorsale Wandfläche der primitiv geformten Primaten-Leber zukomme. Betrachtet man daraufhin die meist voneinander abweichenden Zustände bei *Cercopith. cephus* (Fig. 2) und etwa bei *Sinicus* (Fig. 31), so erscheint der erstere Befund als ein ursprünglicher, der letztere als ein sekundärer. Bei *Cephus* ist das Verhältnis der Höhe zur Breite etwa 3,5 : 1, bei *Sinicus* aber 1,7 : 1. Die Größe individueller Variationen gibt das bei *Sinicus* (Fig. 31) gefundene Verhältnis von 2,3 : 1 an.

Die für die verschiedenen Organe gefundenen Werte ordne ich im folgenden nach dem Grade ihrer Ursprünglichkeit, lasse aber zugleich die individuellen Schwankungen hervortreten.

1. Verhältnis der Höhe zur Breite der Dorsalfläche des Lappens.

1)	*Cercopithecus cephus* (Fig. 2)	3,5 : 1
2)	- - (Fig. 40)	3,2 : 1
3)	*Macacus cynomolgus* (Fig. 21)	2,8 : 1
4)	- *sinicus* (Fig. 29)	2,3 : 1
5)	- *nemestrinus* (Fig. 19)	2,1 : 1
6)	*Papio babuin* (Fig. 38)	2,0 : 1
7)	- *sphinx* (Fig. 33)	2,0 : 1
8)	*Macacus sinicus* (Fig. 29)	1,7 : 1

2. Verhältnis der Leberbreite zur Breite des Dorsallappens.

1)	*Cercopithecus petaurista*	10 : 1
2)	- *cephus* (Fig. 2)	7,8 : 1
3)	*Papio babuin*	7,0 : 1
4)	*Macacus cynomolgus* (Fig. 21)	6,5 : 1

Digitized by Google

5)	*Macacus cynomolgus*	6,4 : 1
6)	*Cercopithecus talapoin*	6,0 : 1
7)	- *cephus* (Fig. 10)	5,5 : 1
8)	*Macacus nemestrinus* (Fig. 19)	4,6 : 1
9)	- *sinicus* (Fig. 29)	4,4 : 1
10)	- - (Fig. 31)	4,3 : 1
11)	*Papio babuin*	4,0 : 1
12)	- *sphinx*	4 : 1

3. Verhältnis zwischen Leberbreite und Höhe der Dorsalfläche des Lappens.

1)	*Cercopithecus cephus* (Fig. 10)	1,7 : 1
2)	*Macacus sinicus* (Fig. 29)	1,7 : 1
3)	*Papio babuin*	2,0 : 1
4)	- *sphinx*	2,0 : 1
5)	*Cercopithecus cephus* (Fig. 2)	2,2 : 1
6)	*Macacus cynomolgus* (Fig. 21)	2,2 : 1
7)	- *nemestrinus* (Fig. 19)	2,2 : 1
8)	- *sinicus* (Fig. 31)	2,5 : 1

Aus den Tabellen geht hervor, daß das Verhältnis zwischen Höhe und Breite des Dorsallappens sich bei den Ostaffen bis auf die Hälfte zu ungunsten der Höhe verschiebt. Die letztere ist in diesem Falle 3,5 mal so groß als die Breite, im andern Fall aber nur noch 1,7 mal größer.

Die Breite der Leber, welche im günstigsten Falle 7,8 mal so groß als die Breite des Dorsallappens ist, kann an Hälfte der Ausdehnung verlieren. Sie ist im äußersten Falle nur noch 4 mal so groß als die Breite des Dorsallappens beträgt.

Die Breite der Leber ist ungefähr doppelt so groß wie die Höhe des Dorsallappens.

h. Der caudalwärts frei herabhängende Fortsatz des Dorsallappens.

Er bildet, wie wir gesehen haben, die Dorsalwand der Leberpforte. In der Regel ist er als freier Endabschnitt in einen linken und in einen rechten Abschnitt, welche je als gesonderte Läppchen auftreten, gespalten. Die Höhenausdehnung des caudalwärts über die Intestinalfläche herabhängenden Hohlvenenfortsatzes fiel bei niederen Primaten durch ihre Größe auf. Sie ist bei den Ostaffen in

Digitized by Google

augenfälligem Rückgange begriffen. Der bloße Augenschein bringt uns diese Tatsache zur Anschauung. Ich war jedoch bemüht, auch einen Ausdruck in Maßen dafür zu finden und stellte das Verhältnis der Länge des freien Fortsatzes zur Länge des ganzen Dorsallappens fest. Die gewonnenen Zahlenwerte bringen indessen die Größe der Rückbildung am freien Fortsatze nicht vollständig zum Ausdruck, da ja auch der ganze Lappen an Höhe viel verloren hat. Immerhin geht aus der folgenden Tabelle hervor, was auch die bloße Wahrnehmung in überzeugender Weise lehrt.

Die Höhe des freien Fortsatzes ist sowohl vom Grunde der Pforte aus als auch von der Horizontalen, in welche die Intestinalfläche fällt, gemessen worden. Es ergab sich das Folgende:

1. Verhältnis der Höhe des freien Fortsatzes (vom Pfortenboden aus gemessen) zur Gesamthöhe des Dorsallappens.

1)	*Cercopithecus cephus* (Fig. 39)	1 : 1,33
2)	*Macacus nemestrinus*	1 : 1,4
3)	*Cercopithecus petaurista*	1 : 1,5
4)	*Macacus nemestrinus*	1 : 1,66
5)	- *sinicus* (Fig. 29)	1 : 1,7
6)	*Cercopithecus cephus* (Fig. 40)	1 : 1,75
7)	*Macacus cynomolgus* (Fig. 45)	1 : 1,75
8)	*Cercopithecus talapoin*	1 : 1,8
9)	*Macacus cynomolgus* (Fig. 25)	1 : 1,8
10)	*Papio sphinx*	1 : 1,8
11)	- *babuin* (Fig. 49)	1 : 1,8
12)	- - (Fig. 48)	1 : 2,0
13)	*Macacus sinicus* (Fig. 31)	1 : 2,4

Die Maße für die Bestimmung des Verhältnisses beider Höhen zueinander, wobei der freie Fortsatz von der Intestinalfläche der Leber aus gemessen wurde, ergaben nur ganz unwesentliche Unterschiede. Sie änderten das Größenverhältnis für *Mac. cynomolgus* von 1 : 1,75 auf 1 : 1,8, für *Mac. nemestr.* von 1 : 1,66 auf 1 : 1,6 um.

Der Rückgang in der Höhe des freien Fortsatzes ist, wie die Tabelle lehrt, ein beträchtlicher. Am Anfang der Reihe steht das indifferente Organ von *Cerc. cephus* mit dem Verhältnis von 1 : 1,33. Den Schluß der Reihe bildet die stark umgewandelte Leber von *Macacus sinicus* mit dem Verhältnis von 1 : 2,4.

Die Werte geben nur eine ungefähre Schätzung der Rückbildung

Digitized by Google

des freien Fortsatzes, da das Wurzelstück des Dorsallappens ebenfalls starken Umformungen verschiedener Art unterbreitet gewesen ist. Wie stark die tatsächliche Einschmelzung der Höhenausdehnung des Hohlvenenfortsatzes für die einzelnen Species gewesen war, ließe sich vielleicht durch ausgedehnte entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen feststellen.

Ich lasse noch die Maße für die Höhen der freien Fortsätze, je vom Boden der Pforte aufgenommen, folgen:

Cercopithecus cephus (Fig. 39)	3,0	cm
- - (Fig. 40)	2,0	-
Macacus sinicus (Fig. 29)	2,0	-
- - (Fig. 31)	1,2	-
- *cynomolgus* (Fig. 45)	1,7	-
- *nemestrinus* (Fig. 43)	1,8	-
- - (Fig. 44)	2,0	-
Papio babuin (Fig. 48)	1,5	-
- *sphinx*	2,0	-

2. Die Spaltung des freien Fortsatzes in einen linken und einen rechten Abschnitt ist fast an allen Organen durchgeführt. Links tritt ein Lobulus s. Processus papillaris, rechts ein Lobus (Proc.) caudatus in die Erscheinung. Die Trennung ist durch die Einlagerung des Ligam. hepato-duodenale in die Ventralfläche des Dorsallappens bestimmt.

Die Spaltung ist bei *Cercop. cephus* der Fig. 40 und *Talapoin* der Fig. 41 angedeutet, bei *Cercop. cephus* der Fig. 39 weitergebildet. Diese Befunde erinnern an den Tatbestand bei *Nycticebus* und einigen andern Halbaffen in so hohem Maße, daß nach meiner Überzeugung an ihrer Indifferenz nicht zu zweifeln ist. Der Umstand, daß die so vielfach mit Ursprünglichem ausgestattete *Cephus-* und *Talapoin-*Leber eine Sonderstellung einnehmen, ferner die indifferente Gesamtgestaltung des frei herabhängenden Fortsatzes sind für die Ansicht verwertbar.

Der Indifferenzzustand der *Cephus*-Leber sei als Ausgangspunkt für die folgenden Betrachtungen genommen.

Cercopithecus cephus (Fig. 40). Der Hohlvenenfortsatz ist einheitlich. Er fällt steil ab und umschließt dabei die Hohlvene bis zum tiefstehenden, unteren Rand des Lobus lateralis dexter. Vom senkrechten Hohlvenenabschnitt erstreckt sich nach rechts mit stark geneigter oberer Fläche der Lobus caudatus, welcher einer dreiseitigen

Digitized by Google

Pyramide gleicht. An Flächen sind zu unterscheiden a) eine vordere, links gewendete intestinale Fläche, b) eine rechte aufwärts gerichtete Kontaktfläche, c) eine untere, horizontal gestellte Nierenfläche. Scharfe Kanten grenzen die Flächen ab. Die Vorderfläche geht links von der Hohlvene in die Dorsalwand des Lappens über. Sie trägt im oberen Abschnitt unter der Leberpforte den senkrecht verlaufenden, tiefen Eindruck, welchen die Einlagerung des Lig. hepato-duodenale hinterlassen hat. Links begrenzt diese Impressio ligam. hepato-duodenalis ein Vorsprung, welcher vom Proc. triangularis des Lob. lat. sin. nur durch das Lig. hep.-gastr. getrennt ist, also an die Fossa ductus venosi grenzt. Dieser links von der Impr. lig. hep.-duoden. befindliche Vorsprung ist der Processus papillaris. Seine Abgliederung ist an die Nachbarschaft des Lig. hep.-duodenale geknüpft.

Cercop. cephus (Fig. 39). Der Hohlvenenfortsatz zeigt in den wesentlichen Punkten größte Übereinstimmung mit dem vorigen. Die Impressio ligam. hepato-duodenalis ist ausgeprägter. Sie beginnt am Boden der Leberpforte und zieht, als Spalte dorsalwärts tief vordringend, senkrecht caudalwärts. Weiter ausgedehnt als wie am vorigen Objekte hebt sie den Proc. papillaris links schärfer vom nach rechts gekehrten Lobus caudatus ab. Der Proc. papillaris zeigt eine scharfe, vordere Kante, welche der Übergangsstelle der vorderen in die hintere Fläche beim vorigen Objekte entspricht. Er bleibt gegen die Fossa ductus venosi mit einer linken Fläche gerichtet, welche in die Dorsalwand des Lappens sich fort erstreckt. Der Papillarfortsatz stellt den vorderen linken Abschnitt des die Hohlvene in ganzer Ausdehnung umschließenden Dorsallappens dar. Er empfängt seine schärfere Abgliederung wiederum durch die ausgeprägte Impressio lig. hep.-duoden., mit deren Tiefe die scharfe Vorderkante des Fortsatzes zur Ausbildung gelangt ist. — Der dreikantige Lobulus caudatus ist ein nach rechts gekehrter Anhang des Lobus venae cavae mit seinen drei typischen Flächen, von welchen die vordere Fläche die Neigung nach links verloren hat und durch die Einlagerung des Duodenum und im Anschlusse an dieses durch das Colon ausgehöhlt ist. Die Kontaktfläche, sowie die untere horizontale Nierenfläche zeigen kaum Abweichungen vom obigen Verhalten. Die Ausdehnung nach rechts reicht hier wie dort bis an den rechten Leberrand.

Die Indifferenz des Lappens fällt zusammen mit der ursprünglichen Lagerung der Hohlvenen dorsal von der Leberpforte.

Digitized by Google

Cercopith. talapoin (Fig. 41). Der Lobul. papillaris ist primitiv. Er ist senkrecht gestellt und schließt mit ausgehöhlter, rechter Fläche an das Lig. hep.-duoden. (Vena portae) an. Diese Fläche ist durch eine scharfe, senkrechte Leiste von der ventralen, glatten Fläche abgesetzt, welche dem Omentum minus und der Curvatura minor ventriculi angelagert ist. Nach links setzt sich die Vorderfläche unmittelbar in die linke Wand des Dorsallappens fort. Das Läppchen läuft caudal in einen abgerundeten Fortsatz aus, welcher dem Dorsallappen eng angelagert bleibt. Der selbständigere Lobus caudatus setzt sich vom Dorsallappen caudalwärts vom Lobul. pap. ab. Das Duodenum lagert der Vorderfläche auf und läßt nur deren spitzen Teil für die Einlagerung des Colon frei.

Cercop. petaurista (Fig. 42). Es besteht ein Lobulus papillaris, welcher ein dünnes, blattförmiges, sagittal gestelltes Gebilde ist. Ein vorderer abgestumpfter Rand grenzt eine rechte von einer linken Fläche ab. Die letztere setzt sich unmittelbar in die linke Fläche des Dorsallappens fort. Die rechte Fläche begrenzt mit dem Lob. caudatus eine tiefe Längsspalte, in deren Grund das Lig. hepatoduodenale eingelassen ist. Ein schlanker, zungenförmiger Fortsatz dehnt sich bis zur Höhe des unteren Randes des Dorsal- und Caudallappens aus.

Cercop. callitrichus (Fig. 51). Der Lob. papillaris setzt sich aus der linken Fläche des Dorsallappens ventralwärts fort und endigt mittels eines scharfen, unteren Randes und vorwärts gerichteter Spitze. Rechts liegt ihm das Lig. hep.-duoden., links die Curvat. minor ventriculi an.

An andern Organen ist ein Proc. papillaris durch die Impressio ligam. hep.-duod. noch schärfer vom Lobus caudatus abgegrenzt. Er ist durch größere Selbständigkeit oftmals zu einem Papillarläppchen geworden. Während dieser Veränderung haben sich bestimmte ursprüngliche Beziehungen zum Lobulus caudatus, welche auch bei *Cephus* bestehen, oftmals erhalten. Diese Beziehungen sind an einigen Organen verloren gegangen und durch fortgeschrittene Einrichtungen ersetzt worden, zu welchen sich zuweilen retrograde Zustände am Proc. papillaris gesellen. Das Zusammentreffen größerer Umgestaltungen am ganzen Dorsallappen der betreffenden Organe mit dem Fehlen oder der Sonderbildung eines Processus papillaris wird der Wegweiser für die Beurteilung der Befunde am Papillarstücke als Rückbildungserscheinungen.

Die nachweisbaren Bildungsgrade am Papillarfortsatze liegen in

Digitized by Google

einem weiten Rahmen. Er umfaßt erstens die primitiven Befunde von *Cercop. cephus*, zweitens die häufigen Grade der Ausbildung zu einem selbständigen Läppchen, drittens die, wie sich gut begründen läßt, wieder eingetretenen Rückbildungen am Papillarfortsatze. Indifferenzen, Ausbildung und Rückbildung sind nachweisbar. Die niederen Ostaffen bieten bezüglich dieses scheinbar wenig bemerkenswerten Gebildes Anknüpfungen sowohl an die Prosimier als auch an die Anthropoiden und lassen daneben die für sie typischen Gestaltungen am Proc. papill. erkennen.

Der Proc. papillaris ragt stets in den Netzbeutel hinein und ist demnach ein Lobulus omentalis. Als solcher gewinnt er bei manchen Halbaffen (z. B. *Tarsius*, *Avahi*) größere Bedeutung. Die Anlagerung an das Omentum minus und den Magen in der Gegend dessen kleiner Curvatur ist eine Allgemeinerscheinung.

Ein Lobus caudatus wird stets, aber in verschiedenen Graden der Ausbildung, angetroffen. Am häufigsten ist er wie bei *Cercop. cephus* stattlich entwickelt. Die geringere Entfaltung dürfte eine Rückbildung bedeuten. Jedenfalls ist der Caudallappen ein regelmäßiger Bestand der Catarrhinenleber geworden und als solcher durch die Anthropoiden von den niederen Catarrhinen übernommen worden.

Ob ein winziger Lobus caudatus als erster Grad von Ausbildung oder als Rest der Rückbildung eines stattlicher entwickelt gewesenen Gebildes zu beurteilen sei, ist ihm selbst nicht anzusehen. Nebenumstände können bei der Beantwortung dieser Frage ausschlaggebend sein. Die Entwicklungsgeschichte, welche dereinst positive Anhaltspunkte liefern kann, versagt heute noch die Dienste.

i. Die Höhenlage des Lobulus papillaris und des Lobus caudatus.

Der Papillarfortsatz pflegt sich erst von der Pforte aus frei caudalwärts auszudehnen, der Caudallappen aber stets bis zum unteren Rande des Lobus dorsalis sich zu erstrecken. Der Caudallappen ragt dementsprechend tiefer herab als der Lobul. papillaris. Der Unterschied in der Höhenlage beider Gebilde tritt naturgemäß schärfer an den Organen mit sehr hohen Dorsallappen hervor. Da solche an primitiven Lebern vorhanden sind, so ist ein großer Höhenunterschied in der Stellung beider Lappen als ursprüngliches Verhalten zu beurteilen. Dasselbe wird an den Organen von *Cercopithecus cephus*, *patas*, *talapoin*, *sabaeus* angetroffen. Bei *Sabaeus* z. B.

Digitized by Google

beträgt die Entfernung des Papillarlappens vom unteren Rande des Lob. caudatus 2 cm, bei einer Gesamthöhe des Dorsallappens von 5,2 cm.

Mit der Reduktion des Dorsallappens in der Länge gelangt die Basis des Caudallappens in höhere Lagen und allmählich nahezu in eine gleiche Horizontale wie der von Anfang an höher gestellte Papillarfortsatz. Der Caudallappen wird auf diese Weise erst nach und nach in die engere Beziehung zur hinteren Wand der Pforte hineinbezogen. Bei den verschiedenen Makaken und Pavianen ist dies Verhalten am ausgesprochendsten; jedoch bleibt auch hier die untere Kante des Lobus caudatus tiefer gestellt als der Lobul. papillaris. Die menschliche Leber zeigt beide Lappen als Glieder der dorsalen Wandung einer strenger abgegrenzten Pforte.

Um sich den großen Unterschied dieser Begleiterscheinungen von primitiven und umgewandelten Organen zu vergegenwärtigen, vergleiche man z. B. die Vorderansichten der Organe von *Cercop. talapoin* (Fig. 12) und *Papio babuin* (Fig. 37).

k. Impressio ligamenti hepato-duodenalis. — Processus (Lobus) papillaris.

Das einfachste Verhalten glaube ich bei *Cercop. cynosurus* (Fig. 54) wahrzunehmen. Der Eindruck, durch den von der Pforte zum Duodenum ziehenden Strang erzeugt, verläuft als flache Furche von der Leberpforte caudalwärts. Der Papillarfortsatz ist ein plumper ventralwärts gerichteter breiter Höcker, welcher links die Fossa ductus venosi begrenzt und hier dem Lob. later. sin. sich anschmiegt.

Nemestrinus (Fig. 53). Der Abdruck vom Ligament ist eine tiefere senkrechte Furche, welche an zwei Stellen sich rinnenförmig vertieft. Die linke Rinne gehört dem nach links gerichteten, mit stumpfem Höcker endigenden Proc. papillaris an. Derselbe lagert sich von unten her dem linken Seitenlappen auf, wodurch eine Verschiebung des Ligam. hepato-gastro-oesophageum nach links sich hat einstellen müssen. Der Fortsatz erhielt wenig Selbständigkeit, ist ein Auswuchs des linken Abschnittes des Dorsallappens.

Macac. nem. (Fig. 43). Der Abdruck vom Ligament zieht von der Pforte aus senkrecht herab. Er hat die Hohlvene dorsal von sich. Nach links von ihm dringt eine Spalte tief in den Lappen ein und scheidet schärfer das zum Lobulus papillaris umgestaltete Gebilde links ab. Es springt mit scharfer, senkrechter Leiste vor, zeigt eine linke, dorso-ventral gekrümmte Fläche, welche unter das

Digitized by Google

Niveau der Intestinalfläche des Lob. lat. sin. herabragt und auch von der Grenzwand der Fossa ductus venosi sich deutlich abhebt. Der untere horizontal gestellte Kamm des Papillarläppchens bleibt vom unteren Rand des Lobus caudatus 6 mm entfernt.

Eine Weiterbildung dieses Verhaltens wird in ungefähr gleicher Weise bei *Cynomolgus* (Fig. 52, 55), bei *Babuin* (Fig. 48), bei *Sphinx* (Fig. 50) und bei *Maimon* (Fig. 57) angetroffen. Die Impr. ligam. hep.-duoden. setzt sich von der Leberpforte aus senkrecht über die Vorderfläche des Lappens abwärts fort. Von ihr dringt eine senkrechte Spalte in den Lappen ein und gliedert den Lobulus papillaris schärfer von der Umgebung ab. Dieser vertieft die Impr. ligam. hep.-duoden. erheblich durch eine Ausdehnung nach vorn. Er ist schmal, fällt etwa in die Medianebene, besitzt eine rechte, gewölbte, gegen das Ligam. hep.-duoden. gerichtete und eine linke, glatte, aber steile Wand. Ein oberer und unterer scharfer Rand konvergieren ventralwärts zur Umgrenzung eines stumpfen Vorderendes. Das Papillarläppchen bildete sich hier als oberer linker Abschnitt des Dorsallappens selbständig aus. Er schließt sich in caudaler Richtung an die Intestinalfläche des Lob. later. sin. an und ist gegen die Wandfläche der Fovea ductus venosi scharf abgesetzt. Am Übergange der steil gestellten linken Wandfläche in die Dorsalwand des Lappens ist der Eindruck der Speiseröhre zu finden.

Die Lagerungsstätte des platten, median gestellten, ventralwärts vorspringenden Lobulus papillaris ist die Bursa omentalis, deren Zugang er oben gemeinsam mit dem Lobus caudatus umwanden hilft. Die ihm für niedere Säugetiere verliehene Bezeichnung »Lobulus omentalis« ist eine zutreffende, um so mehr, als die Anheftungsstelle des Omentum minus (Lig. hep. oesoph.-gastro-duodenale) an die linke vordere Basalfläche des Läppchens geknüpft ist.

Der untere Rand des Lobul. papillaris entfernt sich vom unteren Rande des Lobus caudatus an den Organen der genannten Tiere ungefähr 6 mm.

Die stattlichste Entwicklung des Lobulus papillaris liegt bei *Macac. sinicus* (Fig. 46) und bei *Maimon* (Fig. 58) vor. Bei *Sinicus* handelt es sich um eine direkte Weiterentwicklung der vorigen Verhältnisse. Das Läppchen hat sich unter Beibehaltung der Form und Lage nur ventralwärts ausgedehnt. Die Impr. ligam. hep.-duoden. hat links eine vollständige Wandung durch ihn erhalten. Diese rechte Wandfläche des Läppchens hat wechselweise durch den Bandapparat einen eignen Eindruck empfangen, wodurch das Läppchen

Digitized by Google

in einen dorsalen und einen freien ventralen Abschnitt gegliedert ist. Der Lob. papillaris von *Maimon* zeigt zunächst den überall wiederkehrenden ventral vorspringenden Abschnitt. Von ihm erstreckt sich in caudaler Richtung ein 2 cm langer Zipfel, welcher dem Ligam. hep.-duodenale anliegt und vom Lobus caudatus durch eine tiefe Spalte getrennt ist. Der in die Bursa omentalis hineinragende Zipfel steht vermöge seines großen Umfanges am Ende der Entwicklungsreihe. Ob er aber die Wiederholung eines bei den Catarrhinen verschwundenen Zustandes stärkerer Entfaltung eines »Lobulus omentalis« sei, wissen wir nicht. Die erkannte starke Umwandlung des Gesamtorgans der *Maimon*-Leber und die Indifferenz des Organs von *Cephus* machen diese Annahme allerdings sehr unwahrscheinlich.

Hat es sich bisher um verschiedene Grade der Ausbildung des Lobulus papillaris gehandelt, so liegen mir zwei Objekte vor, an welchen eine Rückbildung und eine gleichzeitige eigenartige Umgestaltung des Läppchens sich zu erkennen geben. Sie finden sich an den Lebern von *Sinicus* (Fig. 47) und *Macac. nemestrinus* (Fig. 44). Diese Organe haben sich nach mancher Richtung hin als different erwiesen. Sie zeigten Umformungen in dem stark reduzierten, niedrigen Dorsallappen, in der Rechtlage der Hohlvene u. s. f.

Macac. sinicus (Fig. 47). Die Impressio ligam. hep.-duoden. geht von der Pforte aus und ist als senkrecht gestellte Furche bis zum unteren Rande des Lappens verfolgbar. Links von ihr befindet sich an Stelle des Lobul. pap. ein horizontales Feld, welches ein wenig nach links geneigt und vorn durch einen quer, links durch einen sagittal gestellten, scharfen Rand abgegrenzt ist. Das Feld geht allmählich in die Dorsalwand des Lappens über. Es ist vorn und links senkrecht gegen die Dorsalwand der Pforte und gegen die Wandfläche der Fossa ductus venosi gestellt. Das Papillarfeld ragt caudalwärts nicht über die Intestinalfläche des Lobus lateral. sin. hinaus; es liegt außerdem nur ein wenig höher als der untere Rand des Lobus caudatus. Diese Merkmale sind untrügliche Zeichen starker Rückbildung des gesamten, freien Fortsatzes des Dorsallappens.

Macac. nemestr. (Fig. 44). Die Impressio ligam. hep.-duoden., das linke Feld von ihr und dessen Rückbildung stimmen mit den Verhältnissen von *Sinicus* ungefähr überein. Das linke Papillarfeld ist schräg nach links geneigt, und die sonst überall frontal gestellte Dorsalwand der Pforte erhielt dadurch ebenfalls eine schräge Stellung. Sie fällt in dorso-caudaler Richtung ab. Diese ist um so

Digitized by Google

auffallender, als von der linken Ecke des Papillarfeldes ein platter Fortsatz als scharf abgegliederter Lappen sich dorsalwärts ausdehnt. Letzterer zeigt eine linke und eine rechte Fläche, welche dorsal zu einem scharfen Kamme zusammentreten. Der Lappenfortsatz lehnt sich an die Dorsalfläche des Dorsallappens an. Denkt man sich diesen Fortsatz nach vorn umgebogen, so entspricht er einem typischen Lobulus papillaris. Der Tatbestand kann dadurch entstanden sein, daß eine Verlagerung des Lobul. pap. in dorsaler Richtung unter gleichzeitiger Rückbildung des Gesamtlappens aus unbekannten, mechanischen Ursachen wirklich stattgefunden hat. Wir haben es mit einer Einzelerscheinung zu tun.

l. Lobus caudatus.

Der Caudallappen ist bei *Cercop. cephus* einfach gestaltet. Sein Verhalten dient uns zum Ausgangspunkte bei der Vorführung andrer Befunde. Er ist mit verschiedenen Zeichen versehen, welche ihn als ein für die Ostaffen ursprüngliches Gebilde kennzeichnen. Wir knüpfen die Besprechung je an die verschiedenen Merkmale einfachen Verhaltens bei *Cephus* an.

1. Abgliederung des Lobus caudatus vom Dorsallappen.

Eine scharfe Absetzung besteht bei *Cercop. cephus* der Fig. 40, *Talapoin* (Fig. 41) nicht. Das Läppchen ist eine direkte Fortsetzung des Hohlvenenfortsatzes nach rechts. Immerhin ist durch die Hohlvene und die Impressio ligam. hep.-duoden. die Stelle späterer Abgliederung bereits markiert. Alles, was rechts von Hohlvene und Bandapparat sich befindet, gehört zu dem Caudallappen. Bei *Cephus* der Fig. 39 ist die Abgliederung durch die tiefer in den Dorsallappen eingreifende Impr. ligam. hep.-duoden. an der Ventralwand schärfer ausgeprägt.

Mit der Ausbildung des Processus zum Lobulus papillaris empfängt auch der Caudallappen größere Selbständigkeit. Die ventrale linke Grenze zwischen beiden bleibt die senkrechte, durch das Ligam. hep.-duoden. erzeugte Furche. Bei *Sinicus* (Fig. 46) ist die gegenseitige Abgliederung beider Läppchen am hochgradigsten.

Dorsal gibt die untere Hohlvene die Grenze gegen den linken Abschnitt des Dorsallappens an. Bei *Cercop. cephus* der Fig. 40 ist das Gefäß noch allseitig von der Leber eingeschlossen, so daß äußerlich eine Läppchenabgrenzung nicht deutlich wird. Dieser Zustand verändert sich mit dem Schwinden des Leberparenchyms an

Digitized by Google

der Dorsalfläche der Hohlvene. Dieselbe wird in cranialer Richtung allmählich, und zwar zuerst an der Dorsalwand, dann an der rechten und schließlich an der rechten-vorderen Fläche vom Leberparenchym befreit, so daß sie unten zuweilen nur noch links und links-vorn von einem schmalen Wall umgeben ist. Der Schwund, am unteren Rande des Dorsallappens erkennbar, bringt langsamerhand eine beträchtliche Höhenabnahme des letzteren zustande. Je niedriger der Dorsallappen ist, um so differenter ist er. Der Beginn dieser progressiven Umwandlungen tritt uns also in dem Substanzverluste an den Wandungen der Hohlvene entgegen. Das Ende der Umwandlung fällt mit der Verschiebung der Unterfläche des Caudallappens bis ins Niveau der Intestinalfläche der großen Lappen zusammen. Ein entsprechender Vorgang vollzog sich am Lobus omentalis wegen dessen höherer Lage rascher.

2. Schwinden der Leber an den Wandungen der Hohlvene als Ursache schärferer Abgliederung des Lobus caudatus vom linken Abschnitte des Dorsallappens.

1) *Cercopithecus cephus* (Fig. 40). Die Hohlvene ist an ihrer linken und vorderen Fläche von einem schmalen Substanzstreifen umfriedet, welcher nach rechts in den unteren Kamm des Lobus caud. übergeht. Die dorsale Gefäßfläche bleibt 1,1 cm frei. Ihr lagert die Nebenniere an. Die durch Lebermasse nicht belegte Strecke ist auf die rechte Hohlvenenwand ausgedehnt, wo sie ventralwärts allmählich niedriger wird. Der Lobus caudatus hat auf diese Weise dorsal eine deutlichere Abgrenzung erfahren.

2) Ein ähnliches Verhalten liegt bei *Macacus sinicus* der Fig. 46 vor. Auch hier ist die dorsale Fläche der Vene 1,1 cm unbedeckt. Die rechte Wand ist mehr als bei *Cephus* in den Prozeß hineinbezogen. Eine weitere Reduktion der umwandenden Lebermasse zeigt sich links, wo der untere Rand des Dorsallappens schräg von hinten nach vorn in caudaler Richtung abfällt, so daß die Hohlvene vorn den höchsten Substanzmantel besitzt. Die Rückbildung der Lebermasse äußert sich in der verkürzten Strecke zwischen Lobul. papillaris und Unterrand des Lobul. caudatus. Diese Strecke ist bei *Cephus* 1,1, bei *Sinicus* aber nur 0,7 cm hoch, und zwar bei ungefähr gleichem Volumen der Organe.

3) Ein weiteres Freiwerden der Hohlvenenwand dorsal und rechts ist bei *Macacus cynomolgus* (Fig. 21 und 45) zu bemerken. Der untere Rand des linken Beleges fällt steiler von hinten oben nach vorn

Digitized by Google

unten ab. Der Substanzschwund ist auch hier vorgeschritten. Das äußert sich an der geringeren Höhenausdehnung zwischen Lobul. pap. und unterem Rande des Dorsallappens. Diese Ausdehnung beträgt weniger als die Hälfte (4,5 mm) der Höhe bei *Cephus* (1,1 cm).

4) Bei *Macacus nemestrinus* (Fig. 19 und 43) ist die rechte Wand der Hohlvene sichtlich freier geworden. Ihr liegt die Nebenniere an. Die Steilheit des linken unteren Randes des Dorsallappens stimmt mit der bei *Cynomolgus* überein. Die Entfernung dieses Randes vom Lobul. papill. beträgt 0,7 cm. Die ventrale Innenwand erhält auch hier den vollständigsten Mantel von der Leber.

5) *Papio babuin* und *Papio sphinx* (Fig. 33, 38, 48). Die stark verkümmerten Caudalläppchen sind hinter der Hohlvene bis zu einer Ausdehnung von 1,5 cm vom Dorsallappen abgetrennt. Sie fügen sich desto inniger der rechten, vorderen und linken Venenfläche an. Die Strecke zwischen Papillarläppchen und unterem Rande des Dorsallappens beträgt an den voluminösen Organen nur 6 und 7 mm, so daß sie als stark verkümmert gelten darf.

6) Bei *Sinicus* (Fig. 31) und *Nemestrinus* (Fig. 44) ist gleichzeitig mit der gewaltigen Höhenabnahme des Dorsallappens der Beleg nicht allein an der dorsalen und der rechten, sondern auch an der ventralen rechten Wandstrecke der Hohlvene verloren gegangen. Die Vene ist nur noch links und vorn von der Leber umrahmt. Die Höhe der Strecke zwischen Papillarfeld und unterem Rande des Dorsallappens ist bei *Sinicus* bis auf wenige Millimeter zurückgegangen, bei *Nemestrinus* jedoch verhältnismäßig ansehnlich geblieben.

Die größere, allmählich sich einstellende Freiheit des Lobus caudatus hängt, wie wir sehen, mit dem Schwinden des Substanzbelages an der dorsalen, rechten und rechten vorderen Wand der Hohlvene zusammen. Daraus geht das für die Ostaffen typische Verhalten hervor, welches den Caudallappen nur noch vor der Hohlvene mit dem Dorsallappen, bzw. dem Lobulus papillaris, in Verbindung zeigt. Die Verbindungsbrücke (Isthmus lobi caudati) wird zu einem schmalen, senkrechten Streifen, welcher als Grenze beider Läppchen den Eindruck vom Ligam. hepato-duodenale empfängt und bewahrt.

Rückbildungsvorgänge äußern sich bei der Höhenabnahme des ganzen Dorsallappens auch in der Verkürzung der Strecke zwischen Lobulus papillaris und unterem Rande des Isthmus lobi caudati. Diese Strecke beträgt bei *Cephus* 2 und 1,1 cm, bei andern Formen 7 und 5 mm, bei *Sinicus* (Fig. 31) nur noch wenige Millimeter.

Digitized by Google

3. Größenverhältnisse des Caudalläppchens.

Bei *Cercop. cephus* sind die primitiven Organe mit einem mächtigen Lappen ausgestattet, deren Spitzen nach rechts bis zum Seitenrande des Lobus later. dexter sich ausdehnen. Dies Verhältnis kehrt wieder bei *Cercop. cynosurus* (Fig. 54) und *Cercopith. patas*, *Mac. sinic.* (Fig. 46), *Mac. cynom.* (Fig. 45 und 55), *Mac. nemestr.* (Fig 53), *Papio maimon* (Fig. 58). Bei einigen dieser Formen bleibt die Spitze des Caudallappens wenige Millimeter vom rechten Leberrande entfernt. Dieser Zustand leitet zu dem Verhalten über, wo der Abstand zwischen Spitze und Leberrand größer ist. Nach der Größe der Entfernung reihen sich die Befunde folgendermaßen aneinander: *Maimon* (Fig. 56, 57), *Sphinx* (Fig. 33), *Babuin* (Fig. 48), *Mac. nem.* (Fig. 44). Bei *Nemestr.* handelt es sich fraglos um eine sekundäre Verkürzung, da der gesamte Dorsallappen stark verkümmert ist. Die andern Fälle mit stummelförmigen Caudalläppchen dürften ebenfalls als Reduktionserscheinungen zu deuten sein. Das indifferente Verhalten bei *Cerc. cephus* spricht dafür, ferner dasjenige bei *Mac. sinic.* und *Cynomolgus* (Fig. 45 und 46), bei welchem die relativ ansehnliche Höhe des Dorsallappens mit einem großen Lobus caudatus gepaart ist.

Die quere Ausdehnung des Lappens, welche bei *Cephus*, *Cynomolgus*, *Nemestr.* zu finden ist, hat einer Schrägstellung bei andern Tieren Platz gemacht. Die Spitze ist bei ihnen nach rechts und vorn oder direkt nach vorn gerichtet. *Mac. sinicus* (Fig. 31) bietet diesbezüglich das am meisten abweichende Verhalten dar. Es findet sich andeutungsweise auch an Lebern mit verkürzten Läppchen (vgl. *Papio sphinx*, *Papio babuin*). Zwischenstufen zeigen sich bei *Maimon* der Fig. 56 und 57.

4. Die untere Hohlvene als hintere Grenze des Lobulus caudatus.

Ein Merkmal von Ursprünglichkeit ist die Lage der Hohlvene dorsal von der Leberpforte. Diese Lage ist ausgeprägt bei den Halbaffen und an den primitiven Organen von *Cebus*.

Die Verschiebung der durch die Lage der Hohlvene gegebenen Lappengrenze nach rechts, welche so weit gehen kann, daß die Vene schließlich aus dem Bereiche der Leberpforte heraustritt, ist eine Sekundärerscheinung. Eine derartige Rechtsverschiebung stellte sich unter den Neuweltaffen bei *Cebus* (O. c. Fig. 12) und bei *Ateles*

Digitized by Google

ein. Bei den Ostaffen sind verschiedene Grade der Verschiebung beobachtet worden.

Das primitive Verhalten ist an den Organen von *Cercop. cephus* nicht mehr anzutreffen, indem bei *Cephus* der Fig. 40 die rechte Hälfte der Vene rechts von der Pforte sich befindet.

Die Vene liegt aber in ihrer ganzen Breite hinter der Pforte bei *Cerc. talapoin*, *Cerc. patas*, *Sinicus* (Fig. 46), *Nemestrinus* (Fig. 43), *Sphinx* und *Babuin* (Fig. 48). Ihre rechte Hälfte rückte aus dem Bereiche der Pforte heraus bei *Cerc. cephus* (Fig. 40), bei *Cynomolgus* (Fig. 45), *Papio maimon* (Fig. 58). Die Vene liegt rechts von der Pforte bei *Mac. sinic.* (Fig. 31), *Mac. nem.* (Fig. 44, 53) und bei *Papio maimon* (Fig. 56). Die Verschiebung ist an der Leber von *Sinicus* Fig. 31) und *Nemestr.* (Fig. 44) am ausgesprochensten. Diese Organe gelten gerade im Gebiete des Dorsallappens als am meisten umgewandelt, so daß verschiedene Sekundärerscheinungen an ihnen zusammentreffen. Dieser Umstand stützt die Deutung der Einrichtungen als progressiv veränderter. Eine gleiche Beweiskraft kommt der Tatsache zu, daß die »ursprüngliche« Lage der Hohlvene an den primitiven Organen von *Cephus*, *Patas*, *Talapoin* und *Sinicus* der Fig. 39 und 46 angetroffen wird. Bei *Patas* und *Talapoin* finde ich die Hohlvene hinter der Vena portae gelagert.

5. Flächen und Kanten des Lobus caudatus.

Sie bestehen in der Dreizahl. Die Kontaktfläche, dem Lobus later. dexter zugekehrt, ist von einer dorsalen und einer vorderen scharfen Kante begrenzt. Die untere und die vordere Fläche sind durch den unteren scharfen Kamm voneinander abgesetzt. Diese untere freie Kante ist in die Grube eingelassen, welche sich zwischen rechter Niere und dem mit ihr durch die Serosa verbundenen Duodenum befindet. Die sorgfältige Entfernung der Leber bringt diese natürliche Lagebeziehung stets bestens zur Anschauung. Die Impressio renalis und Impr. duodenalis sind durch die untere Kante getrennt. Die drei Kanten treten zur Spitze des Läppchens zusammen. Der Neigungsgrad der Kontaktfläche nach rechts und unten ist direkt abhängig von der Stellung der Intestinalfläche des rechten Seitenlappens. Die untere hintere Fläche nimmt das obere Ende der rechten Niere und Nebenniere auf und ist dementsprechend konkav. Sie ist in der Regel nach unten und dorsal gewendet, zuweilen nach unten und rechts. Die Vorderfläche ist in der Regel nach vorn und etwas links gerichtet; zuweilen steht sie senkrecht. Die Wendung nach

Digitized by Google

links ist ausgesprochener da, wo das ganze Läppchen ventralwärts gerichtet ist. Das Duodenum lagert dem Basalteile, das Colon (Flexura dextra) dem Spitzenteile der Vorderfläche des Lappens an. Die Colonfläche ist den Schwankungen unterbreitet, welche in der Rückbildung des Lappens sich äußern. Beide Darmteile hinterlassen Abdrücke, welche durch einen leistenartigen Vorsprung voneinander getrennt sind. Gut gehärtete Organe lassen diese Dinge ohne weiteres erkennen (*Cercop. patas, talapoin*).

Das Colon lagert bei *Callitrichus* vor der Spitze des Caudallappens; es hat bei *Nictitans* die Beziehungen mit dem stark rückgebildeten Lappen verloren. Sogar das Duodenum hat in Übereinstimmung mit diesem Rückgange Berührung mit der Intestinalfläche des rechten Seitenlappens gewonnen, so daß die Grenze zwischen Impr. duodenal. und Impr. colica auf den letzteren verlegt worden ist.

Eine Gesetzmäßigkeit in der Veränderung der Neigung der Flächen und der vielfach verschiedenen Krümmungen und Höhlungen an der Vorderfläche und an den Kanten ist nicht festzustellen gewesen. Ich sehe mich daher der Aufgabe zur Zeit enthoben, eine Schilderung von diesen mir unwichtig erscheinenden Besonderheiten zu geben.

Die Vorderfläche des Lobus caudat. scheint regelmäßig den Anfangsteil des Duodenum aufzunehmen und zeigt demnach einen Abdruck desselben. Die Flexura coli dextra schließt sich rechts an die Impressio duodeni da an, wo das Läppchen eine entsprechende Ausdehnung besitzt.

6. Verschmelzung des Lobus caudatus mit dem rechten Seitenlappen.

Es ist eine durchgehende Erscheinung, daß der Caudallappen der Cercopitheciden vom Lobus later. dexter abgegliedert bleibt. Die Abgliederung setzt sich vorn bis zur Leberpforte, hinten bis zur Hohlvene hin fort. Auf diese Weise ist bei der durch die Atmung bedingten Lageveränderung des Seitenlappens eine freie Bewegung desselben gegen den Lobus caudatus ermöglicht. Dies Verhalten ist entsprechend der Häufigkeit des Vorkommens für die niederen Ostaffen ein primitives. Es war bei den Neuweltaffen und Prosimiern als Regel anzutreffen und muß auf die Cercopitheciden als ein Erbstück niederer Organisation übertragen worden sein.

Macacus nemestrinus der Fig. 43 weicht in der genannten Einrichtung von andern Formen ab. Bei ihm ist das Caudalläppchen mit dem Lob. lateralis dexter auf die Strecke von 7 mm verschmolzen.

Digitized by Google

Die einheitlich gewordene Masse liegt rechts von der Pforte. Die Verschmelzung der Lappen hat bereits einen hohen Grad erreicht. Sie tritt als Sekundärerscheinung ziemlich vereinzelt auf. Ein ähnliches Verhalten findet sich bei einem *Babuin*-Exemplar (Fig. 49). Der Lob. caudatus hat an Ausdehnung verloren, indem er nur ein Drittel der Intestinalfläche des Lob. later. dexter berührt und bei einer Länge von nur 1,5 cm vom lateralen Leberrande weit entfernt bleibt. Die Verwachsung ist vorn von der Pforte und hinten von der Hohlvene an in der Hälfte der Länge des Caudallappens vollendet, so daß der freie Spitzenteil als ein unbeweglicher Stummel nach rechts gerichtet ist. Bei den Anthropoiden und beim Menschen ist die Verschmelzung weiter geführt und endigt, was z. B. für die menschliche Leber zutrifft, mit der völligen Einverleibung des Lobus caud. in den rechten Lappen (Lobus dexter). Beim Orang ist diese Inkorporation wohl am weitesten gediehen.

Dem Tatbestande bei *Nemestrinus* ist eine größere Bedeutung zuzusprechen, da eine Eigenschaft der Leber der Anthropoiden und des Menschen sporadisch schon bei niederen Ostaffen sich einstellt. Es ist möglich, daß das Anthropoiden-Merkmal noch öfter bei Hundsaffen zur Beobachtung kommen wird, daß derartige Befunde vielleicht auch eine systematische Bedeutung gewinnen, da in der Tat die durch die Aufnahme in die Leber eingeleitete Rückbildung des Lobus caudatus ein neues Stadium in der Umwandlung der Primatenleber bedeutet.

Es kann die Frage aufgeworfen werden, warum nicht an Stelle des freien Caudalläppchens ein solider von dem Lob. later. dexter ausgehender Fortsatz zur Entwicklung gelangt ist, da dort kompensatorische Lappenvergrößerungen sich des öftern wahrnehmen lassen. Darauf ist zu antworten, daß der Hohlvenenfortsatz anfänglich weit über den rechten Seitenlappen caudalwärts angelegt ist und als selbständiger senkrecht gestellter Lappen sich dargeboten hat, bevor er überhaupt eine quere Lagerung nach rechts eingenommen hat. Der descendierende Lappen wurde also nach rechts verschoben und in dieser neuangenommenen Lage weiter ausgebildet! Er ist also kein vollkommen neues Gebilde. Als Lobulus caudatus leitet er sich von einem früheren, allgemein bei Säugetieren vorhandenen Zustande ab, mit welchem zunächst bei jedweden Umgestaltungen der Leber hat abgerechnet werden müssen. Daraus hat sich der bei den niederen Ostaffen herrschende Zustand ergeben. Deshalb bedeutet auch die darauf folgende Verschmelzung des Lob.

Digitized by Google

caud. mit dem Lobus later. dexter eine neue Periode der Umgestaltungen der Primatenleber. Diese Phase der Entwicklung gehört der Geschichte der Anthropoiden und des Menschen an.

Es konnte gezeigt werden, daß die zuweilen gefundene Fortsetzung des rechten Coronarbandes auf die untere Fläche des Lobus caudatus durch eine Rechtsverschiebung desselben zustande kam. Diese Verlagerung des zuvor senkrecht gestellten Lappens erklärt also das an ihm gefundene Serosa-Verhalten, welches von der bei den Prosimiern waltenden ursprünglichen Organisation sich herleitet. Das Genauere über die Fortsetzung der Serosa auf den Caudallappen ist im folgenden angegeben.

7. Fortsetzung eines serösen Doppelblattes auf die Unterfläche des Lobus caudatus (Ligam. caudato-renale).

Die Serosa ist von der rechten Wand der Hohlvene auf die Nierenfläche des Lobus caudatus als Doppelblatt sehr oft ausgezogen. Dasselbe ist entsprechend dem senkrecht gestellten Ausgangspunkte von der Hohlvene frontal gestellt. Die Höhenausdehnung der Duplicatur ist unbedeutend. Beide Lamellen des serösen Doppelblattes gehen in die Serosa über, welche die Extremitas superior der rechten Niere zu überziehen pflegt. Das Doppelblatt ist also ein Ligam. caudato-renale zu heißen; es vermittelt eine festere Verbindung zwischen Leber und rechter Niere. Die Anheftungsstelle am Läppchen ist zuweilen der dorsalen Kante des Lob. caudatus benachbart. Beide Blätter des Bandes umgrenzen eine serosafreie Stelle, welche anfangs schmal ist, durch Auseinanderweichen der Blätter aber zur ansehnlichen Fläche sich ausdehnen kann. Dies Auseinanderweichen schließt sich zuweilen an dasjenige der beiden Blätter des Lig. coronar. dextrum an (s. S. 143).

Die Leber von *Cercop. talapoin* läßt auch die geringsten Ausdehnungen eines Ligam. caudato-renale vermissen. Wir erinnern nur, daß das Lig. coronar. dextrum durch seine Beziehungen zur unteren Hohlvene und zur Fissura interlobaris later. dextra die primitivsten Verhältnisse unter den bekannt gewordenen Cercopithecinae darbietet (s. S. 138). Es kann sich in dem Mangel eines Lig. caud.-renale nur um einen Indifferenzzustand handeln, so daß der Caudallappen als ein vollkommen frei, nach rechts entwickeltes Gebilde anzusehen ist. Die Befestigung mit der Niere hat sich erst nachträglich eingestellt. Dementsprechend treffen wir das vollkommenere Lig. caudato-renale auch bei *Macacus* und *Papio* an, während es bei

Digitized by Google

Cercopithecus cephus sowie bei *Talapoin* fehlt, bei *Patas* und *Petaurista* (Fig. 42) aber bereits gut entwickelt ist.

Der Endpunkt der progressiven Ausbildung liegt bei *Cynomolgus* vor. Die Serosaduplicatur geht hier von der rechten Hohlvenenfläche aus und reicht bis zur Lappenspitze. Sie bleibt von der Spitze des Lappens bei *Nemestr.* entfernt, ist aber unweit der Dorsalkante befestigt. Ein ganzer kurzer Serosafortsatz geht bei *Papio maimon* (Fig. 57) von der rechten Cavawand aus und dehnt sich noch gerade auf die freie untere Fläche des Caudalläppchens aus. Er besteht hier als letzter Rest der morphologisch bedeutsamen Einrichtung, den andre Organe in jeglichen Andeutungen vermissen lassen.

Das Lig. caudato-renale ist nicht selten weiter vorn am Caudallappen festgeheftet, etwa in der Mitte der Nierenfläche bei *Cerc. patas.*

Die Befunde bei *Cerc. patas*, *Sphinx* und *Babuin* sind durch den Beginn der Blättertrennung des serösen Fortsatzes bereits am Lig. coronar. dextr. und durch die Kombination einer gleichen Trennung an diesem komplizierter. Die auseinander gewichenen Lamellen umschließen am Caudallappen ein serosafreies Feld. Bei *Babuin* ist die Serosa von der Vorderwand der Cava auf das Läppchen zu verfolgen, biegt unweit der dorsalen Kante um und geht hinter der Hohlvene ins rechte Blatt des Lig. coronarium über. Das serosafreie Feld des Lob. caudatus ist bei *Sphinx* ausgedehnter als bei *Babuin.* Die Serosa springt bei *Sphinx* von der Vorderfläche der Cava in querer Richtung auf den Lappen über und erreicht die Mitte von dessen dorsaler Kante. Längs dieser Kante läßt sich die Anheftungsstelle eine kurze Strecke weit verfolgen; dann biegt die Serosa auf die Dorsalfläche des Lobus lateralis dexter über und setzt sich hier weit von der Cava entfernt in die rechte Lamelle des Ligam. coronar. dextrum fort.

Überall da, wo durch Auseinanderweichen der beiden Blätter an der Unterfläche des Caudallappens ein serosafreies Feld sich einstellt, welches mit demjenigen an der Dorsalfläche des rechten Seitenlappens zusammenhängt, ist der feste Verband des Organs mit der Nachbarschaft, Nebenniere und Niere, gesteigert. Auch unter diesem Gesichtspunkte erscheint der Tatbestand bei *Sphinx* als Endglied einer progressiven Reihe.

8. Die Ursachen für die Rückbildung

des Lobus caudatus können aus den Wechselbeziehungen der Erscheinungen an einigen Präparaten mit sehr ausgeprägter Rückbildung

Digitized by Google

des Lappens ganz direkt abgelesen werden. Diese günstigen Befunde lassen die Annahme zunächst nicht aufkommen, daß es sich nur um zufällige Schwankungen im Volum des Caudallappens handle. Eine solche Auffassung ist auch mit der Tatsache nicht in Einklang zu bringen, welche uns den Caudallappen bei den Anthropomorphen und beim Menschen unter dem Zeichen weiterer Umbildung und Reduktion stehend zeigt. Es muß sich um Einwirkungen auf den Lobus caudatus handeln, welche bei allen Ostaffen tätig sein können. Die Ursachen werden auch hier nicht im Organe selbst liegen, sondern in dessen Nachbarschaft. Die rechte Niere kommt in Betracht. Sie ist dem Caudallappen stets angelagert und erzeugt an ihm einen Eindruck. Wo dieser ausgedehnt und tief ist, da ist der Caudallappen besonders in Mitleidenschaft geraten und stark verkümmert, also da, wo die Niere in abnormer Weise tief in die Leber sich eingegraben hat. Der Caudallappen ist dann durch die Niere verdrängt und hat unter Volumsabnahme die Querlage mit einer Schrägstellung eingetauscht. Der nur in diesem Sinne zu deutende Tatbestand ist bei *Nemestrinus* (Fig. 44) und bei *Babuin* (Fig. 49) vorhanden (vgl. S. 194). Er spricht sich in der Wechselbeziehung zwischen einer über das gewöhnliche Maß ausgedehnten Impressio renalis und einer Rückbildung des Caudallappens aus. Die rechte Niere bewahrt bei den Anthropomorphen und beim Menschen die engste Nachbarschaft zur gleichen Stelle der Leber; und unter Ausbildung des Nierenabdruckes an der Leber schmilzt der Caudallappen mehr und mehr ein.

Die Begünstigung der enger sich gestaltenden Nachbarschaft von rechter Niere und Leber bei den Anthropomorphen usw. muß ihre eignen Ursachen haben. Sie werden sich erkennen lassen, wenn die Anatomie des ganzen Rumpfes dieser Tiere genauer bekannt sein wird und die Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Einrichtungen aufklärt. Die engen Correlationserscheinungen, welche zwischen Lage und Form des Herzens, der Rückbildung des Lobus subpericardiacus der rechten Lunge, der Rückbildung der thoracalen Strecke der unteren Hohlvene und den Formverhältnissen des Zwerchfells bei den Catarrhinen bestehen, sind durch die wechselnden Höhen- und Breitenverhältnisse des Thorax beherrscht. Die fortschreitenden, correlativen Umgestaltungen gehen mit der Einbuße des Rumpfes an metameren Bildungen Hand in Hand (1892). Die abdominale Strecke des Rumpfes erleidet ebenso wie der thoracale Abschnitt eine Einbuße an metameren Bausteinen (1892), und hierbei werden Nerven des Rumpfes nachweisbar allmählich in Nerven der Gliedmaßen

Digitized by Google

umgewandelt und in diese einverleibt (1893). Die zunehmende Breite des Abdomens bildet einen Ausgleich für den Verlust, welchen die Leibeshöhle an Höhenausdehnung erlitten hat. Wenn man diese Verhältnisse auf die nachbarlichen Beziehungen zwischen rechter Niere und Leber in Anwendung bringt, so gewinnt die Vorstellung Geltung, daß die metamere Verkürzung des Rumpfes dazu beigetragen haben mag, die genannten beiden Organe in immer engere Lagebeziehung zu bringen. Wenn diese Auffassung sich bewahrheitet, so ist auch die metamere Reduktion die Ursache für die Rückbildung des Caudallappens der Leber. Es eröffnen sich hier weite Ausblicke über den bisher unbekannten Zusammenhang von scheinbar fern voneinander liegenden anatomischen Einrichtungen bei den Primaten. Die vergleichende Anatomie liefert hier erste Anregungen; sie wird imstande sein, manche Fragen zu lösen. Die Lösung mancher andern Fragen aber wird sie der Entwicklungsgeschichte überlassen müssen.

Die Tatsache, daß der Dorsallappen einen mächtigen rechten Lobus caudatus und nur einen winzigen linken Lobulus papillaris bei den Cercopitheciden zur Ausbildung bringt, läßt sich aus dem Platzmangel an Stelle des Lob. papill. und aus der Lage desselben rechts vom Lig. hepato-duodenale erklären. Links von dem letzteren werden Omentum minus (Lig. hep.-oesoph.-gastricum) und Magen ein Hindernis für die freiere Entfaltung eines Lob. papillaris gebildet haben. Die Ausfüllung der Bursa omentalis mit ansehnlichen Lebermassen wäre wohl eine Störung für den sich zeitlich ausdehnenden Magen gewesen. Rechts steht der Ausbildung eines Lobus caudatus nichts im Wege, was einigermaßen mit dem die Nachbarschaft beeinflussenden Magen zu vergleichen ist. Ein Lobus caudatus mußte naturgemäß seine Lage zwischen Lobus lateralis dexter hepatis, rechter Niere, Duodenum usw. einnehmen und sich diesen Bildungen anpassen. Diese Nachbarteile werden wohl auch bei der Rückbildung des Caudalläppchens bei den Anthropomorphen und beim Menschen neben andern schwerer zu ermittelnden Ursachen eine wichtige Rolle gespielt haben.

Der Dorsallappen erleidet bei den Cercopithecidae, wennschon er in allen seinen Teilen doch noch recht ansehnlich ist, eine Rückbildung. Diese ist auch im großen und ganzen beim Vergleiche mit den Verhältnissen bei den Westaffen festzustellen. Das, was für den ganzen Lappen gilt, trifft auch für seinen Teil, den Lobus caudatus zu. Da derselbe bei den höheren Catarrhinen ganz verschwinden kann, so ist der Unterschied in seiner Ausbildung bei den West- und Ostaffen in die Augen springend und seit längerer Zeit bekannt.

Digitized by Google

Auf diese Erscheinung ist oftmals durch die Autoren hingewiesen worden (vgl. FLOWER, LECHE).

4. Die großen Stämme der Pfortader und der Lebervenen.

1. Portalbaum. Die Verzweigung der Pfortader in der Leber steht, was die Auflösung in die großen Äste betrifft, in einem ganz unmittelbaren Abhängigkeitsverhältnisse zu der Lappung der Leber. Die Zerklüftung der letzteren in einzelne Lappen kann bei den Säugetieren ursächlich auf die Zwerchfellatmung zurückgeführt werden. H. REX hat die Verzweigung der Pfortader als die Ursache für die Lappung der Leber ausgegeben (1888). Über diese Verhältnisse handelt der erste Abschnitt meines Aufsatzes im Morphologischen Jahrbuch 1902. Das aus den einzelnen Lappen kommende Lebervenenblut sammelt sich naturgemäß in größeren Venenstämmen, welche zur Hohlvene gelangen.

H. REX gibt uns genauere und wertvolle Angaben über den Portalbaum mehrerer Cercopitheciden, von *Cercopith. sabaeus*, *Macacus cynomolgus*, *Mac. rhesus* und *Papio hamadryas* (S. 556). Die Refunde von *Cercopith. sabaeus* sind auf Taf. 22 Fig. 33 dargestellt. Ich habe eine für die Leber der Cercopitheciden gültige schematische Darstellung auf Fig. 1 im Jahre 1902 gegeben. Als Schwankungen am Portalbaum gibt H. REX an, daß der zum rechten Stammlappen ziehende Ast (Ramus cysticus) entweder vom rechten (*Macac. cynom.*) oder vom linken Hauptaste (*Cercop. sabaeus*) sich abgliedern könne. Es ist fernerhin von Interesse, daß REX bei *Mac. rhesus* und einmal bei *Mac. cynomolgus* einen einheitlichen Ast für den Dorsallappen wahrgenommen hat; während er diesen bei *Sabaeus* und *Cynomolgus* in zwei selbständige Äste gespalten fand, von denen der eine Ast zum Dorsallappen und Lob. papillaris (Rr. omentales), der andre zum Lob. caudatus (R. descendens) gelangte.

2. Venae hepaticae. Die großen Lebervenenstämme sind in ihrer Anordnung von den Lappen, aus welchen sie herkommen, direkt abhängig. Die aus den beiden Seiten- und den beiden Stammlappen austretenden Stämme werden an den Dorsalflächen dieser Lappen gefunden. Entsprechend der Lage der unteren Hohlvene verläßt der Venenstamm des linken Seitenlappens die Leber links von der Hohlvene und hat daher noch eine Strecke weit quer nach rechts zu verlaufen, um in letzterer auszumünden. Die Lebervenenstämme der beiden Seitenlappen senken sich mit dem Verlassen derselben in die

Digitized by Google

Hohlvene ein. Diese drei Lebervenenstämme verlassen ihre Lappen ungefähr in gleicher Ebene und senken sich in die Hohlvene nach deren Austritt aus der Leber ein. Die Lebervene des rechten Seitenlappens hingegen senkt sich entsprechend der tief stehenden Fissura interlobaris dextra weiter caudalwärts in die Hohlvene ein, etwa in der Mitte des Verlaufs derselben durch den Dorsallappen. Die Lebervenen des Dorsallappens sondern sich in den aus dem Caudal- und den aus dem Papillarlappen kommenden Stamm, welche direkt die Hohlvene erreichen. Die Venen des Caudallappens senken sich bei *Callitrichus* ganz unten in die Hohlvene ein. Außerdem gesellen sich verschiedene kleinere Lebervenen hinzu, welche nach der Eröffnung der Hohlvene bemerkbar werden.

Dieses stets wiederkehrende gesetzmäßige Verhalten läßt Schwankungen in einem gewissen, beschränkten Maße zu.

Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung in der Lage der Einmündung der Vene des rechten Seitenlappens bei *Cercopith. talapoin* muß wegleitend für die Beurteilung aller übrigen Befunde sein. Die Fissura lateralis dextra schneidet tief bis zur Hohlvene in die Leber ein; sie dehnt sich sogar aufwärts längs der rechten Wandfläche der Hohlvene aus. In der Tiefe der Spalte wird nun die Vena hepat. lobi lat. dextri von der Serosa überzogen angetroffen. Sie verläßt den Lappen nahe der Hohlvene, welche sie direkt aufnimmt. Die Einmündungsstelle liegt also in der Höhe der rechten Seitenspalte und entspricht ungefähr der Mitte der Verlaufsstrecke der Cava inferior durch den Lobus dorsalis. Dieses Verhalten kann selbstverständlich keinerlei Veränderungen durch das Verschwinden der rechten Seitenspalte in der Nähe der Hohlvene erfahren. Wenn die Einmündungsstelle sich in cranialer Richtung bei Primaten mit ungelappter Leber verschiebt, so müssen ganz andre Umformungen vorausgegangen sein.

H. Rex behandelt das Stromgebiet der Vv. hepaticae an der gelappten Leber der Säugetiere (1888, S. 603) und berücksichtigt dabei die Verhältnisse bei einigen Cercopitheciden (*Mac. cynomolgus*, *Mac. rhesus*, *Papio hamadryas*). »Das gelappte Organ lehrt recht klar erkennen, daß jeder Hauptbahn des Portalbaums oder Astgruppe, welche einer solchen gleichwertig ist, eine Strombahn der unteren Hohlader beigesellt ist.« Diese venösen Bahnen können nach Rex selbständig oder mit benachbarten Strombahnen vereinigt in die Hohlader sich ergießen; es können aber auch Abtrennungen einzelner Strombahnen auftreten, welche dann selbständig der Vena cava zu-

Digitized by Google

streben. Es treten also Verschmelzungen und Abgliederungen von venösen Bahnen auf. Es werden als Grundzahl drei Vv. hepaticae unterschieden, eine Vena hepatica dextra, eine Vena hepatica media und eine Vena hepatica sinistra. Das rechte und linke Gefäß wird je durch eine obere und untere Strombahn, welche den Hauptbahnen des Portalbaums entsprechen, gebildet. Die mittlere Vena hepatica enthält eine rechte und eine linke Strombahn. Unter der Anzahl von kleineren Stämmen zeichnen sich zwei durch ihre Beständigkeit aus. Die eine von diesen Venen stammt aus dem rechten Abschnitt des »mittleren Lappens« und mündet als Vena hepatica media accessoria selbständig in der Hohlader aus. Der andre Stamm sammelt das Blut aus dem Lobus omentalis; er kann mit der V. hep. sin. vereinigt sein. Rex bespricht fernerhin die Stellen der Einmündung der Vv. hepaticae in der Hohlader. Die rechte V. hepatica mündet selbständig aus. Die vereinigten Äste der V. hep. media verbinden sich mit der linken V. hepatica zu einem gemeinsamen Stamme (Truncus communis). Die V. hep. media zeigt aber das Bestreben, gesondert von V. sinistra in der Hohlvene auszumünden.

Besondere Angaben über die Vv. hepaticae bei den Cercopitheciden finden sich bei Rex nicht vor. Es handelt sich nur um die allgemein bei den Säugetieren gültigen Verhältnisse.

Da die scharf voneinander abgesetzten Lappen der Affenleber selbständige, abführende Stromgebiete besitzen, so werden diese auch am besten nach den Lappen, aus welchen sie herkommen, zu benennen sein. Wir folgen dabei der von uns gewählten Nomenklatur. So sind z. B. alle Vv. hepaticae, welche aus einem Lobus lateralis dexter entstammen: Vv. hepaticae lobi lateralis dextri usw. Wird diese streng gefaßte Benennung beibehalten und durchgeführt, so sind die homologen Gefäße, seien sie nun selbständig oder, an benachbarte Gefäße gebunden, zur Hohlvene zu verfolgen, stets genau bestimmbar. Es wird sich Gelegenheit bieten, von dieser Methode Gebrauch zu machen.

Die Leber der Cercopithecinen entspricht in allen Formzuständen dem Grundplane der Säugetierleber, und zwar hat sie in ihrer Lappung einen durchaus primitiven Charakter sich bewahrt. Sie hat in ihrer Form, in der Ausbildung der verschiedensten Abschnitte ein eigenartiges Gepräge angenommen, an welchem sie wohl immer wieder zu erkennen ist. Nichtsdestoweniger hat das Organ in der Unterfamilie der Cercopithecinen Umwandlungen durchlaufen, welche, wenn

Digitized by Google

wir die höheren Catarrhinen und den Menschen zum Vergleiche heranziehen, sich als Fortbildungen ergeben. Es ist möglich gewesen, an verschiedenen Einrichtungen der Leber der Cercopithecinen Reihen aufzustellen, welche von den einfacheren zu den weitergebildeten Zuständen sich verfolgen lassen.

In fast allen Punkten finden wir die Art *Cercopithecus* als Vertreter der ursprünglicheren, die Art *Papio* als Repräsentant der abgeänderten Bildungen. Der große Breitegrad individueller Schwankungen gestattet es aber nicht, ohne weiteres die Ausbildungsweise der Organe bei den einzelnen Arten als eine bestimmte Etappe der Entwicklung der Leber innerhalb der Familie der Cercopithecidae zu bezeichnen. Daraus erwächst auch die Schwierigkeit, die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arten der Cercopithecinen zu den höheren catarrhinen Affen genauer zu bestimmen. Diese Schwierigkeiten steigern sich, insofern man imstande ist, die sehr veränderten Einrichtungen der Hylobatiden, Anthropomorphen und des Menschen sowohl von den ursprünglichen Verhältnissen bei *Cercopithecus* als auch von den weiter fortgeschrittenen bei *Papio* abzuleiten. Man wird sich zunächst mit der Erkenntnis begnügen müssen, daß, was die Morphologie der Leber zur Aufklärung beiträgt, die Cercopithecinen sehr eng aneinander schließen und sich insgesamt von den höheren Primaten weit entfernen. Wir müssen bekennen, daß ein Tier mit einer Leber, welche ein Zwischenglied zwischen den Organen der niederen und höheren Catarrhinen bildet, nicht bekannt ist und aller Wahrscheinlichkeit niemals angetroffen werden wird. Dieser höchst bedauerliche Umstand ist in der Erforschung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Catarrhinen untereinander nur dadurch einigermaßen wieder auszugleichen, daß auch die Leber als ein wichtiges Organ in allen ihren Einzelheiten allmählich aufs genaueste, unter Anwendung schärfster Kritik, untersucht wird. Wir stehen hier am Anfang einer in Zukunft zu lösenden Aufgabe. Die Entwicklungsgeschichte wird manche Einsicht vertiefen helfen. Man kann z. B. schon heute mit voller Zuversicht erwarten, daß die embryonale Leber der Hylobatiden, Anthropomorphen und des Menschen sich als eine gelappte erweisen und dadurch in frühen Zeiten die wichtigen Merkmale des Organs der Cercopithecinen zur Schau tragen wird. Die *Gorilla*-Leber hat den gelappten Bau tatsächlich sich bewahrt, und beim Menschen treten Reste von Lappenbildung als Varietäten auf. Der Anschluß an die niederen Catarrhinen ist also schon erkennbar. Die Kluft

Digitized by Google

jedoch zwischen den Anthropomorphen und den Cercopitheciden ist. was den Bau der Leber betrifft, eine so gewaltige, daß dagegen die Verschiedenheiten der Leber der Hylobatiden, Anthropomorphen und des Menschen untereinander verschwindend klein erscheinen müssen. Daß diese Erscheinungen bei andern Organen sich wiederholen, ist bekannt. H. Huxley hat auf deren Bedeutung hingewiesen (1863) und seine Überzeugung in einer so prägnanten Weise zum Ausdruck gebracht, daß die Prüfung seines Lehrsatzes auf die Richtigkeit oftmals hat erfolgen können. Die Huxleysche Lehre ist dadurch zu einer anerkannten, unumstößlichen Wahrheit erhoben worden. Die anatomischen Verhältnisse der Primatenleber dürfen mit zu den glänzendsten Zeugnissen sowohl für den engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang der Anthropomorphen und des Menschen als auch für deren weiten Abstand von den niederen Catarrhinen gezählt werden. Zwischenformen zwischen den höheren und niederen Catarrhinen sind uns nicht erhalten. Ihr Fehlen mag zu allen möglichen Spekulationen über die Entstehung und die Entwicklung des Menschengeschlechts verleiten. Die vergleichend anatomische Forschung wird unbekümmert um alle müßigen Hypothesen an der Verwandtschaft aller Catarrhinen untereinander festhalten und die menschliche Organisation von derjenigen der Catarrhinen ableiten müssen. Die vielfachen Ausführungen E. Haeckels über diese grundlegende Frage sind schlagend und bleiben auch für uns maßgebend. Betrachtungsweise und Verwertung von neuen Beobachtungen an der Leber der Anthropomorphen und des Menschen sind, sollen sie zur Förderung unsrer Einsicht in Stellung der höchsten Lebewesen zueinander beitragen, streng vorgezeichnet. Die Prüfung dieser Verhältnisse an einem reichen Stoffe wird eine folgende Untersuchung bringen.

Bemerkungen zu den Textfiguren.

Abbildungen, welche sich auf ein und dasselbe Objekt beziehen:

Cercopithecus cephus ad. Fig. 1—5, 39 . . . . . S. 79—82, 115.
- - juv. Fig. 6—10, 40 . . . . . - 84—87, 117.
- - *talapoin* Fig. 11—14, 41 . . . . . - 88—90, 118.
- - *petaurista* Fig. 15—18, 42 . . . . . - 91—92, 119.
Macacus nemestrinus Fig. 20, 44 . . . . . - 95, 121.
- *cynomolgus* Fig. 21, 45 . . . . . - 96, 122.
- - Fig. 22—25 . . . . . - 98—100.
- *sinicus* Fig. 26—29, 46 . . . . . - 101—103, 124.
- - Fig. 30, 31, 47 . . . . . - 104, 125.
Papio sphinx Fig. 32, 33, 50 . . . . . - 106, 128.
- *babuin* Fig. 34—37, 49 . . . . . - 107—109, 127.
- - Fig. 38, 48 . . . . . - 111, 126.

Digitized by Google

Die Fig. 1—42, 45—47, 49, 50 wurden bei übereinstimmender Orientierung der Objekte aufgenommen. Die untere Hohlvene wurde dabei als Längsachse der Organe bestimmt, während der quere Durchmesser durch die Verbindung der äußersten dorsalen Randstellen der beiden Seitenlappen gewonnen wurde.

Alle übrigen Darstellungen der Intestinalflächen verschiedener Objekte berücksichtigen die natürliche Stellung nicht, sondern geben nur die besonderen hier zutage tretenden Verhältnisse wieder. Die Aufnahmen erfolgten von unten und links. Die Breitendurchmesser sind auf diese Weise größer als sie in der natürlichen Lage im Körper sich verhalten haben.

Literaturverzeichnis.

Bradley, O. Charnock, On the abdominal viscera of Cercocebus fuliginosus and Lagothrix Humboldti. 3 Taf. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. 24. P. 6. pag. 505—543. 1903.

Cuvier, Leçons d'anatomie comparée rec. et publ. par Duvernoy. T. IV. Paris 1835.

Duvernoy, De la forme du foie des mammifères. Annales des Sciences naturelles. T. IV. Paris 1835.

Flower, Lectures on the comparative anatomy of the organs of digestion of the Mammalia. The Medical Times and Gazette. 1872.

Keith, A., On the position and manner of fixation of the liver of primates, and the part these factors played in the Lobulation of the Liver. Proc. of the Anat. Soc. of Great Britain and Ireland. February 1899. — Journ. of An. and Phys. V. 33. 1899. pag. XXI.

Leche, W., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Sechster Band. V. Abteilung. Säugetiere. 54.—56. Lieferung. 1899.

Meckel, System der vergleichenden Anatomie. Halle 1829. Bd. IV.

Owen, R., On the anatomy of vertebrates. Vol. III. London 1868.

Rathke, Paul, Über anomale Furchen an der menschlichen Leber. Inaug.-Diss. Berlin 1896.

Thorsten Renvall, Däggdjurslefvern, dess form och flikar speciellt hos gnagarne. Akademisk afhandling, Åbo 1903.

Rex, H., Beiträge zur Morphologie der Säugerleber. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.

Rolleston, On the homologies of the lobes of the liver in Mammalia. British Association. Report. 1861.

Ruge, G., Die Grenzlinien der Pleurasäcke und die Lagerung des Herzens bei Primaten, insbesondere bei den Anthropoiden. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892.

— Der Musculus rectus thoraco-abdominalis der Primaten. Ebenda. Bd. XIX. 1892.

— Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Ebenda. Bd. XX. 1893.

— Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Ebenda. Bd. XXIX. 1902 und Bd. XXX. 1903.

Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1845.

Digitized by Google

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 75
Äußere Form des ganzen Organs 77
1. **Flächen und Kanten der Leber** 79
a. Die den Wandungen der Bauchhöhle anlagernden Flächen 79
Höhenlage des vorderen Leberrandes in der Medianebene 113
Winkel zwischen sagittalem Durchmesser der Facies supero-dorsalis und der Hohlvenenachse 113
Winkel zwischen Hohlvenenachse und der Dorsalwand des rechten Seitenlappens (in cranio-caudaler Richtung) 113
Winkelgröße zwischen rechtem und linkem Abschnitte des Vorderrandes der Leber 114
b. Die den Bauchorganen zugekehrte Fläche der Leber 114
c. Verhältnis des größten queren zum größten sagittalen Durchmesser der Intestinalfläche 129
d. Neigungswinkel der rechten Wandung der Intestinalfläche zur Horizontalebene 131
e. Die aus der Höhenstellung des linken unteren Leberrandes sich ergebende Höhe der linken Leberhälfte zur Gesamthöhe des Organs 132
f. Der durch die Speiseröhre erzeugte Eindruck 134
2. **Seröse Doppelblätter zwischen Leber und Nachbarschaft** 137
1. Ligamentum coronarium hepatis 137
a. Rechter Abschnitt 138
Peritonealduplikaturen zwischen Dorsallappen und Duodenum (bzw. Lig. hepato-duodenale) 142
Fortsetzung des Lig. coronarium auf den Lobus caudatus (Lig. caudato-renale) 143
Fortsatzbildungen der rechten Lamelle des Lig. coronarium auf den rechten Seitenlappen 146
b. Linker Abschnitt 153
2. Ligam. hepato-oesophageo-gastro-duodenale 156
3. Ligam. falciforme. — Ligam. hepato-umbilicale 157
3. **Gliederung der Leber in einzelne Lappen** 158
1. Stammlappen 159
a. Offene — überbrückte Hauptlängsfurche 160
b. Incisura umbilicalis 161
c. Lage der Leberpforte 163
d. Größenverhältnis zwischen rechtem und linkem Stammlappenabschnitte 163
e. Gallenblasengrube 165
f. Läppchen am Lobus centralis dexter 167
Läppchen in der Umgebung der Gallenblase 167
Läppchen in der Nähe der Nabelvenenfurche 174
g. Nebenläppchen am Lobus centralis sinister (Lobulus parumbilicalis) 174

Digitized by Google

Seite

h. Läppchen, von der Brücke über der Längsfurche ausgehend . . 178
2. Stellung der Fissurae interlobares dextra et sinistra . . 180
3. Linker Seitenlappen 183
a. Größenverhältnisse 183
b. Processus pyramidalis (triangularis) 185
c. Einschnitte am linken Lappenrande 190
d. Ligam. processus triangularis 193
4. Rechter Seitenlappen 194
Nebenfurchen und Spalten — Nebenläppchen 196
a. Furchen und Einschnitte, von der Pforte ausgehend 196
b. Abspaltungen von Läppchen auf der Intestinalfläche vor dem Lobus caudatus (Lobulus praecaudatus) 198
5. Der Hohlvenenlappen = Lobus descendens = Lobus dorsalis = Lobus caudatus 201
a. Reste einer Incisura oesophagea 203
b. Eintrittsstelle der Hohlvene in den Dorsallappen 204
c. Austrittsstelle der Hohlvene aus der Leber 206
d. Ausmündungsstellen der Lebervenen in die Hohlvene 207
e. Der Lappen als Dorsalwand der Leberpforte 207
f. Höhe des Dorsallappens 209
g. Dorsalfläche 210
1. Verhältnis der Höhe zur Breite der Dorsalfläche des Lappens 211
2. Verhältnis der Breite der Leber zu der des Dorsallappens . 211
3. Verhältnis zwischen Leberbreite und Höhe der Dorsalfläche des Lappens 212
h. Der caudalwärts herabhängende Fortsatz des Dorsallappens . . 212
1. Verhältnis der Höhe des freien Fortsatzes, vom Pfortenboden aus gemessen, zur Gesamthöhe des Dorsallappens 213
2. Spaltung des freien Fortsatzes 214
i. Höhenlage des Lobulus papillaris und des Lobus caudatus . . . 217
k. Impressio ligamenti hepato-duodenalis — Proc. papillaris . . . 218
l. Lobus caudatus 221
1. Abgliederung vom Dorsallappen 221
2. Rückbildung der Leber an der Wandung der Hohlvene als Ursache schärferer Abgliederung des Lob. caudatus vom linken Abschnitte des Dorsallappens 222
3. Größenverhältnisse des Caudalläppchens 224
4. Untere Hohlvene als hintere Grenze des Lobulus caudatus . 224
5. Flächen und Kanten des Caudallappens 225
6. Verschmelzung des Lobus caudatus mit dem rechten Seitenlappen 226
7. Fortsetzung eines serösen Doppelblattes auf die Unterfläche des Lobus caudatus (Ligam. caudato-renale) 228
8. Ursachen der Rückbildung des Caudallappens 229
4. Die großen Stämme der Pfortader und der Lebervenen 232
1. Portalbaum 232
2. Venae hepaticae 232

Digitized by Google

Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig?

Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen.

Von

Hermann Braus.

Mit Tafel IV—VI und 18 Figuren im Text.

1. Enge Wechselwirkungen zwischen Muskulatur und Skelet im allgemeinen.

Im funktionierenden Zustand ist die Masse und Gebrauchstüchtigkeit der Muskeln von der größten Wirkung auf die Gestalt und das Oberflächendetail der zugeordneten Skeletteile. Ein herkulischer Muskelbau ist verknüpft mit entsprechender Entfaltung des Skelets. Vom Relief unsrer Körperoberfläche, dessen Detail wesentlich auf den Formverhältnissen der nächst gelegenen Muskeln beruht, prägte GOETHE das bekannte Wort: »Es ist nichts in der Haut, Was nicht im Knochen ist.« So ließen sich aus fossilen Knochenresten ausgestorbener Tierformen oft im allgemeinen zuverlässige Rekonstruktionen der Körperform und Gestalt dieser Wesen herstellen, indem von den Knochen die Muskelbildung abgelesen wurde und diese das Relief und die Maße für die Körperoberfläche lieferte. Selbst menschliche Gesichtszüge (Rekonstruktion nach dem Schädel von SEB. BACH) hat W. HIS auf diesem Weg wiederzugeben versucht und andre (KOLLMANN, MERKEL) sind ihm darin gefolgt.

Daß dabei der Muskulatur häufig die primäre Rolle zukommt und dem Skelet die sekundäre, daß also letzteres den gestaltenden Wirkungen der ersteren folgt, läßt sich aus zahlreichen Einzelbeobachtungen über die feinere Skulptur der Knochen erschließen. Vorsprünge und Kanten, Dornen und Gruben, an welchen Muskeln

Digitized by Google

entspringen oder inserieren, entsprechen in Größe und Form genau den funktionellen Bedingungen der zugehörigen Muskulatur. Sie werden infolgedessen auch generell als Muskelapophysen bezeichnet. Experimentell ist von L. Fick, Gudden, Lesshaft u. v. a., neuerdings auch durch die auf Anregung von W. Roux angestellten Untersuchungen an »Känguruhhunden« (künstlich oder durch Mißbildung ihrer Vorderbeine beraubten Hunden, E. Fuld, 1901) gezeigt worden, daß in der Tat Veränderungen des Muskels bei jungen Tieren entsprechende Umformungen des Skelets hervorzurufen vermögen. Auch ist allgemein bekannt, daß die feinere Skulpturierung der Knochen in dem Maß verschwindet, als durch Nichtgebrauch oder Lähmung zugeordnete Muskeln und Muskelgruppen außer Tätigkeit treten.

Da es hier nur auf eine flüchtige Skizzierung allgemein bekannter Dinge ankommt, so soll nicht weiter darauf eingegangen werden, daß manchmal auch die Rollen vertauscht sind, daß das Skelet unter veränderten Bedingungen neue Verhältnisse der Muskulatur und andrer Organe und Organkomplexe hervorzurufen imstande ist. Durch die Lage und Form der Knochen werden Sehnen in die Gelenkhöhlen einbezogen (M. biceps der Säuger, M. supracoracoideus der Vögel) oder Muskelbäuche selbst an neue Lokalitäten verlagert (an die Beckeninnenwand angeheftete Muskeln, z. B. M. obturatorius internus der Säuger u. a.). Gebrochene Glieder mit schief geheilten Knochen bringen veränderte Lagerungen der Muskeln und neue Wirkungen derselben hervor, welche unter Umständen einen Gebrauch des Gliedes, allerdings in andrer als der normalen Weise, im Gefolge haben und dann weiterhin Form und Gestalt des Gliedes selbst mit bestimmen helfen. Aber schließlich wirken auch in solchen Fällen, wie röntgographische Untersuchungen der Knochen gezeigt haben, die Muskeln wieder auf das Skelet zurück und führen durch sich anschließende Veränderungen der inneren Architektur des Knochens (Verteilung von Compacta und Spongiosa) allmählich zu einer Konsolidierung der pathologischen Form und Funktionszustände.

Skelet und Muskulatur stehen also im allgemeinen beim fertigen Organismus in inniger Wechselbeziehung. Die Muskeln können Skeletteile umformen und das Skelet modelt die Muskulatur. Dabei ist der erstere Prozeß von diesen beiden weitaus der hervorstechendste, wenn auch gewiß in vielen Fällen Skeletteile und Muskeln beträchtliche Diskrepanzen aufweisen und in ihrer gegenseitigen

Digitized by Google

Beziehung noch keineswegs überall genau bekannt sind (M. Fürbringer 1888, II, S. 849—860).

Wie sind solche innige Wechselwirkungen entstanden? Diese Frage läßt sich nach zwei verschiedenen Richtungen untersuchen.

Die erste beschäftigt sich damit, welche Gesetze die Beeinflussung der Knochen durch die Muskeln oder diejenige der Muskeln durch die Knochen regeln. Es stehen sich die Meinungen darüber schroff gegenüber, je nachdem die zweckmäßigen Wechselbeziehungen in der Natur (Ökologismen) als direkt vermittelt oder als indirekt, durch auslösende Reize verursacht gedacht werden. Dieses Problem wollen wir in dieser Arbeit ganz beiseite lassen. Wir beschäftigen uns mit einer andern Art der Betrachtung jener Frage, indem wir dieselbe historisch fassen und fragen: Sind beide Systeme von Anfang an in der phylogenetischen Entwicklung der Organismen aufeinander angewiesen, oder sind ihre Beziehungen erst allmählich geworden und werden sie successive zu immer innigeren umgeformt?

Wir wollen die individuelle Entwicklungsgeschichte (Ontogenie) in diesem Sinne befragen und erst nach Erzielung einer bestimmten Antwort uns klar zu werden versuchen, welchen Schluß dieselbe für die Phylogenie gestattet.

Aber es könnte überflüssig erscheinen, heute noch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über dieses Problem anzustellen. Denn scheinbar genügen die bekannten Tatsachen der Embryologie zur Lösung desselben. Es wird nämlich von vielen Embryologen aus der Erfahrung, daß die Muskelanlagen zuerst in der Entwicklung eines Tieres entstehen und daß erst zeitlich später zwischen ihnen die Skeletanlagen in bestimmter Weise auftauchen, als etwas ganz Selbstverständliches der Schluß gezogen, daß damit ein causales Verhältnis gegeben und daß also die Skeletogenese durch die Myogenese bedingt sei. So hat z. B. C. Rabl (1898) in einem speziellen Fall geäußert: »Die Muskeln bauen sich das Skelet auf, und dieses könne daher nur aus den Beziehungen zu jenen verstanden werden«; er hat dabei die Skelet- und Muskelentwicklung in den paarigen Flossen der Selachier im Auge. An andrer Stelle (1901, S. 537, 538) wiederholt derselbe Autor diese These und zwar mit ausführlicherer Darstellung desselben Prozesses: »Die Tatsachen lehren, daß zuerst — und zwar lange vor der Bildung des Skeletes — aus den Myotomen die Muskelknospen in die Flossenanlagen hineinwachsen, daß sie sich dann in Streck- und Beugeknospen teilen und daß erst, nachdem diese Teilung erfolgt ist, das Skelet in die Er-

Digitized by Google

scheinung tritt. Die Art und Weise, wie dieses entsteht, rechtfertigt den Satz, daß die Muskulatur sich das Skelet aufbaue« (folgt Verweis auf die oben zitierte Auslassung). »Einer solchen Argumentation tritt freilich GEGENBAUR mit der Bemerkung entgegen, die Muskelanlagen seien noch keine Muskeln, sie seien nur die ‚Anlagen' von solchen. Dies ist allerdings richtig und ist auch nie bestritten worden. Aber wenn wir in der Entwicklungsgeschichte den ‚Anlagen' der Organe keine Bedeutung beimessen sollen, dann müssen wir auch ein für allemal darauf verzichten, aus der Entwicklungsgeschichte irgendeine Belehrung über den Ursprung der Organe zu schöpfen.«

Auch A. DOHRN sieht darin, daß die Muskelanlagen das Skelet »hervorrufen«, etwas so selbstverständlich Sicheres, daß ganze Reihen phylogenetischer Erörterungen bei ihm an diesem Kristallisationspunkt sich ansetzen. Speziell bei den Extremitäten der Selachier wird schon 1884 von DOHRN daraus, daß die Muskelanlagen der Flossen von den Myotomen abstammen, geschlossen, daß infolgedessen das Skelet dieser Flossen keinerlei Verwandtschaft haben könne mit solchen Skeletteilen, welche zwischen visceralen Kopfmuskelanlagen entstehen, wie etwa die Kiemenbogen. Und als sich dann herausstellte, daß an den Visceralbogen ebenfalls Abkömmlinge der Rumpfmyotome in beträchtlicher Zahl und verschiedenster Verteilung vorkommen (hypo- und epibranchiale Muskulatur), argumentiert DOHRN (1902, S. 636) folgendermaßen: »Wir haben nun zunächst festzustellen, daß — soweit ontogenetische Prozesse als beweisend anerkannt werden — die Kiemen- und Kieferknorpel anfänglich ohne Myotommuskulatur bestanden haben müssen, da die Ausdehnung der Occipitalsomite als hypobranchiale Muskulatur erst ziemlich spät bis an die vorderen Visceralbogen und nur an ihre ventralsten Partien gelangt«, und weiter unten, indem hervorgehoben wird, daß alles für die hypobranchialen Muskeln Gesagte auch für die epibranchialen gelte: »Aus dieser Insertion myotomer Muskeln ... wird man indes nicht zu schließen brauchen ... die Visceralknorpel seien überhaupt durch die Myotommuskeln hervorgerufen — sei es nun direkt durch Insertion, sei es indirekt durch Spannungswiderstände gegen Kontraktion —, vielmehr werden wir zufolge der ontogenetischen Indicien annehmen, daß Visceralknorpel, durch die viscerale Muskulatur hervorgerufen, nachträglich auch der hypobranchialen Muskulatur dienten, d. h. mit andern Worten, mit Muskeln in Zusammenhang traten, die ihnen von Haus aus durchaus fremd waren und sie

Digitized by Google

weder direkt noch indirekt hervorgerufen hatten.« Allenthalben ist also hier und an andern Stellen die stillschweigende Voraussetzung die, daß der zeitliche und lokale Befund bei den frühesten Anlagen entscheidend sei für die causale Beziehung der in Frage stehenden Prozesse zueinander.

Es genügen hier diese Beispiele über die Auffassung der Autoren. Denn einmal fanden sie so allgemeinen Beifall, daß hauptsächlich diese Argumentation die GEGENBAURsche Ableitung des Extremitätenskelets von Visceralbogen in Mißkredit brachte, weil sie mit den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte unverträglich sei. Es kann daraus geschlossen werden, von wie universeller Bedeutung das Fazit entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen erschien, welches hier gezogen wurde. Anderseits aber begnüge ich mich mit diesem Spezialfall, weil ich dasselbe Objekt, die Selachierflosse, zu meinen Untersuchungen benutzt habe.

Es erschien mir nämlich die Frage aus einer ähnlichen Überlegung einer genaueren Prüfung wert, welche GEGENBAUR zu seinem von RABL bekämpften Einwand veranlaßte; der Einwand besteht darin, daß die Anlagen der Muskeln, welche zeitlich vor den Skeletanlagen auftauchen und zwischen welchen sich letztere bilden, möglicherweise in einem andern Verhältnis zum Skelet stehen als dasjenige ist, in welchem sich die Muskulatur, sobald sie fertig aus ihnen entwickelt ist, nach den oben im allgemeinen geschilderten Abhängigkeitszuständen zum Skelet befinden kann. Jene Muskelanlagen enthalten noch keine Muskelfasern und sind zu keinerlei Funktion imstande. Wenn wir also auch aus Lage und Beziehung tätiger Muskelindividuen zu Knochen oder andern Skeletelementen Schlüsse auf die Wirkungen derselben und die von ihnen direkt oder indirekt hervorgerufenen Veränderungen an letzteren zu ziehen vermögen, so ist damit noch nicht sichergestellt, daß sich dies bei nicht funktionierenden Teilen früher Entwicklungsstadien, also bei den ersten »Anlagen«, gerade so verhalte. Es ist das ein Spezialfall der bei GEGENBAUR immer wiederkehrenden Grundvorstellung, welcher er oft Ausdruck gegeben hat z. B. in den Worten: »Das Organ findet sich nur, wenn es wirklich fungiert, in dem Zustande, in welchem seine Beschaffenheit aus der Leistung erklärbar wird« (1898, S. 18). Und in der Tat ist ja von der hier besonders kompetenten entwicklungsmechanischen Richtung eine scharfe Scheidung zwischen einer nicht funktionellen und einer funktionellen Periode im Leben der Gewebe bzw. der aus ihnen gebildeten Organe eingeführt worden (Periode

Digitized by Google

der Selbstdifferenzierung und Periode der funktionell abhängigen Differenzierung nach Roux, 1895, I, S. 348, 804, II. S. 232, 281). In jeder dieser Perioden sind nach dem Urteil von Roux ganz eigenartige, voneinander verschiedene Entwicklungsbedingungen gegeben und das, was für die eine Periode ermittelt ist, hat keine Geltung für die andre, »eine Verschiedenheit des Verhaltens, die jetzt mehrfach den Forschern entgegengetreten ist und Anlaß zu Differenzen der Meinungen gegeben hat« (Roux, 1904, S. 65). Auch hat Roux in programmatischer Weise vielfach darauf hingewiesen, daß es keineswegs nachgewiesen sei, inwieweit entwicklungsgeschichtlich beobachtete »funktionelle Strukturen« des Skelets nun auch wirklich Effekte der funktionellen Anpassung sind (z. B. 1895, II, S. 231).

Es lag für mich nahe hier anzuknüpfen und bei einem geradezu klassischen Objekt zu prüfen, wie es sich mit Skelet- und Muskelanlagen beim ersten Auftreten in ihrer gegenseitigen Beziehung verhalte, ob Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung bestehe; denn ich hatte bei Transplantationsversuchen an Unken zahlreiche Fälle aus eigner Erfahrung kennen gelernt, in welchen ein hochgradiges Vermögen der Selbstdifferenzierung der aus ihrer typischen Umgebung gelösten Teile zu erkennen ist. Sie waren es auch, an welche Roux die oben zitierte Bemerkung anknüpfte. Darunter befanden sich bereits Beobachtungen, welche erwiesen, daß das Gliedmaßenskelet in der Entwicklung der Batrachier keineswegs in Abhängigkeit von metameren Strukturen des Organismus entsteht, wie dies generell vielfach angenommen wird, und ich stellte gegenüber dem Einwand Keibels (1904, S. 66), daß diese Beobachtungen für die Entscheidung der beregten Frage nicht ausreichend seien, damals bereits in Aussicht, daß wohl Untersuchungen an den Selachierextremitäten selbst ausführbar seien und daß in der Tat deren Resultat abgewartet werden müsse, um eine völlige Klarstellung zu erzielen. Es war mir im vorigen Winter Gelegenheit gegeben, selbst diese Untersuchungen anzustellen, und ich verdanke es den vollkommenen Einrichtungen der zoologischen Station zu Neapel, in welcher dieselben ausgeführt wurden, daß sie nicht — trotz der zahlreichen zu überwindenden Schwierigkeiten — resultatlos verliefen. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, dem großherzoglich-badischen Ministerium zu danken für die Gewährung des Arbeitsplatzes und eines Stipendiums für die Zeit meines Aufenthaltes an der Station, und Herrn Geheimrat Dohrn und seinen Mitarbeitern für die Versorgung mit Material, Instrumenten und tech-

Digitized by Google

nischen Ratschlägen, welche besondere Mühewaltung und besonderes Eingehen auf meine vielen, durch manche Tücke des Objekts bedingten Wünsche erforderte.

2. Ausgangspunkt und Idee der Versuchsanordnung.

Die anfänglich in der Entwicklung gänzlich muskel- und skeletfreien Flossenanlagen der Haie erhalten ihre Muskeln in der Weise, daß von den Myotomen im Rumpfe des Fisches aus Muskelknospen zunächst in die Basis der Flosse eintreten und daß diese dann von der Basis aus nach dem freien lateralen Rand des Flossenlappens zu auswachsen. Die Wachstumsrichtung der Muskulatur ist also medio-lateralwärts gerichtet. Auch etwas später noch ist an der Lage der Muskeln die Richtung ihres Wachstums ausgeprägt und, da dieselben ganz oberflächlich unter der Epidermis liegen, durch letztere hindurch wahrnehmbar (Taf. IV Fig. 2). Die Hauptmasse der Muskelstreifen wächst dabei in ziemlich gleichem Tempo lateralwärts vor. Nur wenige und für uns hier gleichgültige Anlagen am caudalen Flossenende treten erst später auf.

Die Skeletstäbe, welche sich zwischen je einer dorsalen und ventralen Muskelanlage bilden und dem Basipterygium wie die Zinken eines Kammes aufsitzen, bieten demgegenüber Besonderheiten in der Art, wie ein jeder einzelner sichtbar wird, und in der Succession, welche die Nachbarn untereinander einhalten. Es sei hier an die Schilderung erinnert, welche Balfour (1881 A, S. 665) von diesen Verhältnissen bei *Scyllium* gab; denn das mir zur Verfügung stehende Material setzte sich aus Embryonen von *Scyllium canicula* und dem nahe verwandten *Pristiurus melanostomus* zusammen. Andre Selachierspecies zeigen etwas abweichende Verhältnisse und haben, da sie von späteren Untersuchern bevorzugt wurden, die Darstellung Balfours zu sehr in Vergessenheit gebracht. Balfour unterscheidet außer dem kontinuierlichen Stab (bar), welcher längs der Basis der Flosse in dieser liegt, noch eine Platte, die von diesem Stab lateralwärts in die Flosse vorragt. Aus dieser Platte bilden sich die Skeletstäbe in Form von Verdichtungen, während die Zwischenräume zwischen den Stäben sich aufhellen und bei der Verknorpelung ausgespart bleiben. »In the parts of the plate which eventually form distinct rays, however, almost from the first the cells are more concentrated than in those parts which will form the tissue between the rays . . . in all cases the separation into distinct rays is to

Digitized by Google

a large extend completed before the tissue of which the plates are formed is sufficiently differentiated to be called cartilage by an histologist[1].« BALFOUR selbst legte allerdings diesem Befund für phylogenetische Betrachtungen, wie er ausdrücklich hervorhebt, keine Bedeutung bei und das begünstigte wohl das Zurücktreten desselben vor dem bei andern Selachiern beobachteten freien Auswachsen der Radien vom Basipterygium aus (A. DOHRN, MOLLIER, E. RUGE).

Für meine Zwecke schien mir die Beobachtung BALFOURS besonderen Wert zu besitzen, und ich sah deshalb zu, ob sie zutreffend ist. Wie die Rekonstruktionen auf Taf. V und VI sowohl bei *Scyllium* wie auch *Pristiurus* zeigen, ist in der Tat die Radienbildung nichts anderes als ein Verdichtungsprozeß innerhalb einer kontinuierlichen Gewebsplatte. Man sieht dies am besten an den jüngsten (cranial- und caudalwärts neu entstehenden) Radien, deren Grenzen noch wenig ausgeprägt sind und anfänglich in Furchen bestehen, die namentlich dort beginnen, wo die Radien dem Basipterygium ansitzen (Taf. V Fig. 4). Die lateralen Enden der Radien grenzen sich erst später ab; ja es können die dem Basipterygium verbundenen Anfänge der Radien bereits aus so konzentriertem Gewebe bestehen, daß sie völlig frei in aufgehellter Umgebung liegen und distinkte Vorknorpelstäbe vorstellen, während die lateralen Enden derselben Stäbe noch im kontinuierlichen Zusammenhang mit den in Differenzierung begriffenen Nachbarn gefunden werden (Skeletradius 4—8, Fig. 4). Diese Bilder entsprechen demjenigen, welches BALFOUR in seiner Fig. 6 Taf. LVIII abgebildet hat.

Die Skeletstäbe bilden sich also nicht wie die Muskelanlagen als freie, in bestimmter Richtung in die Flossenlappen einwachsende Bestandteile, sondern man hat mehr den Eindruck, daß sie in loco durch successive Differenzierung aus bereits vorhandenem Material entstehen. Diese Überlegung, falls sie das Richtige trifft, mußte sich experimentell verwerten lassen. Denn durch Isolierung eines Teils des Flossenlappens gegen die Basis hin mittels eines zweckmäßig gelegten Schnittes (Textfig. 1 ×) wäre das Einwachsen von Muskelknospen

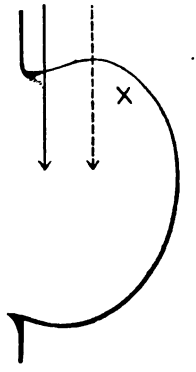
---

[1] An andern Stellen drückt sich BALFOUR minder klar aus. So nennt er z. B. auf S. 667 die Verbindung der Radienenden »a nearly continuous rim of cartilage«. Ich habe mich an eignen Präparaten überzeugt, daß in jenem Stadium bei *Scyllium* nur vorknorpelige Verbindungen bestehen. Übrigens hat v. RAUTENFELD (1882) der BALFOURschen Beobachtung besondere Bedeutung beigemessen und phylogenetische Folgerungen daran geknüpft, ohne daß sie aber Beachtung bei späteren Autoren gefunden hätten.

Digitized by Google

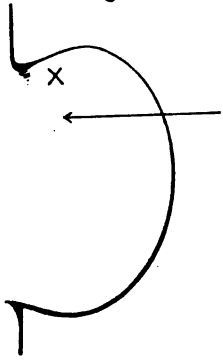
für den betreffenden Bezirk sicher unmöglich gemacht, weil sie die künstlich gegebene Schranke nicht überspringen können; dagegen braucht damit nicht notwendigerweise eine Entstehung von Skeletstäben an derselben Stelle gehindert zu sein, weil der Schnitt bereits vorhandenes Material wohl gegen die basale Nachbarschaft isolieren, aber es doch nicht aus der lateralen Partie entfernen kann. Es war also hier ein Weg gefunden, die Entwicklungspotenz des skeletogenen Gewebes nach Ausschluß der Muskelanlagen zu studieren. Und in der Tat erwies sich dieser Weg auch technisch als gangbar.

Fig. 1.



Die senkrecht zur ersten Richtung orientierte Schnittführung (Textfig. 2) ließ natürlich erwarten, daß die Muskelanlagen ihren gewöhnlichen Entwicklungsgang nahmen, falls jede selbständig für sich in den Flossenlappen hinein vorzudringen vermag. Auch für die Skeletbildung sollte man keine sonderlichen Beschränkungen bei dieser Versuchsanordnung voraussetzen. Es zeigte sich, daß zwar diese Vermutung für die Muskelbildung zutrifft, daß jedoch die Bildung der Skeletstäbe unter Umständen durch einen derartigen Schnitt ganz wesentlich alteriert wird. Es sistiert nämlich in gewissen Fällen die Radienbildung an dem Punkt, wo eingeschnitten wurde und zwar blieb in dem cranialwärts vom Schnitt liegenden Bezirk (mit × in Textfig. 2 bezeichnet) die Anlage von Vorknorpelradien aus. Da die Skeletstäbe nicht wie die Hauptmasse der Muskelanlagen gleichzeitig entstehen, sondern, wie E. Ruge (1902) bei *Spinax* gezeigt hat, so gebildet werden, daß die erst entstehenden etwa über der Mitte der Flossenbasis auftauchen und dann weiterhin neue caudal- und cranialwärts von diesen erscheinen, so ist, wie es scheint, jeder neuentstehende Radius von den bereits gebildeten in der Weise abhängig, daß ein Schnitt, wie in Textfig. 2, welcher die letzteren isoliert, für den Nachbarbezirk eine Bildung von Radien inhibieren muß. Es wird dies im Verlauf dieser Abhandlung noch im Detail besprochen werden. Der richtig situierte Radiärschnitt setzt also dem Impuls zur Radienbildung, welcher von

Fig. 2.



Digitized by Google

bereits vorhandenen Radien ausgeht, eine unübersteigbare Grenze. Damit war nun der Weg gefunden, eine Partie des skeletogenen Gewebes so zu isolieren, daß sie in dem primitiven Zustand verblieb, welcher anfänglich (bevor Radien gebildet sind) dem ganzen skeletogenen Material zukommt, und sie darauf unter die andauernde Wirkung einwachsender Muskelanlagen zu setzen, um zu studieren, ob letztere das indifferente Skeletgewebe zu beeinflussen vermögen und für dasselbe formgebend wirken.

Die Aufgabe dieser Studie ist es, an Flossenbezirken, welche experimentell muskelfrei gemacht, und umgekehrt an solchen, welche dem Einfluß anderer Bildungsfaktoren, dagegen nicht dem Einfluß der Muskelanlagen entzogen waren, die Skeletbildung zu verfolgen und festzustellen, ob unter so veränderten Bedingungen eine Entstehung von Skeletstäben an korrespondierenden Stellen (× in Textfig. 1 und 2) möglich sei oder nicht.

3. Material und Methodik der Operationen.

Zu experimentellen Eingriffen eignen sich unter den Selachiereiern nur diejenigen, welche in frühen Entwicklungsstadien vom Weibchen abgelegt werden und nun selbständig, in einer Schutzkapsel eingeschlossen, im Meerwasser weiterleben. Im Mittelmeer sind Scylliideneier relativ leicht zu erlangen (LoBianco, 1899), und zwar *Pristiurus*-Eier deshalb besonders häufig, weil bei diesem gemeinen Hai (*Pristiurus melanostomus* Bonap.) die paarweise zur Entwicklung kommenden Eier relativ spät abgelegt werden. Die Weibchen sind also ziemlich lang nach der Befruchtung mit den eingekapselten Eiern trächtig. Da es leicht ist, das Weibchen mit Angeln an Tiefleinen zu fangen, bereits abgelegter Eier mit der Dredge oder sonstwie habhaft zu werden bei dieser Species aber nur zufällig gelingt, so ist der gegebene Modus der, die befruchteten Eier dem trächtigen Weibchen zu entnehmen und sie dann im Aquarium bis zu dem gewünschten Operationsstadium aufzuziehen. Dabei liefert häufig ein Fisch nicht nur zwei Eier, die zuerst befruchteten, sondern noch ein andres und in seltenen Fällen sogar noch ein drittes und viertes Paar, weil neue Eier befruchtet und umkapselt werden, solange die älteren noch im Eileiter verweilen.

Bei *Scyllium* ist diese Methode auch möglich. Die Eier der gemeineren Species (*Scyllium canicula* L.) werden jedoch in Neapel häufig als Anhängsel der Angelleinen oder sonstiger mit Fisch-

Digitized by Google

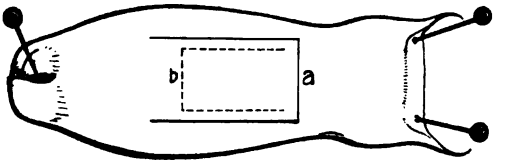
geräten erbeuteter Objekte von den Fischern heraufbefördert. Es kommt dies daher, weil die Eier mit spiraligen Fortsätzen versehen sind, mit welchen das Weibchen sie an Steine oder Äste von Gorgoniden, Antipatiden, Schwämmen und dgl. anhängt, so daß sie frei flottieren; die *Pristiurus*-Eier liegen auf dem Boden und sind weder mit der Nachbarschaft verbunden, so daß sie mit dieser gefischt werden könnten wie *Scyllium*-Eier, noch können sie sich mit Fischgeräten verwickeln und dann beim Einziehen von ihrem Standort abgerissen werden wie diese. Im allgemeinen ist in Neapel *Pristiurus*-Material häufiger und deshalb für experimentelle Eingriffe geeigneter.

Die Schwierigkeit der experimentellen Technik besteht in erster Linie darin, das Fenster in der Kapsel, welches hergestellt werden muß, um an den Embryo heranzukommen, so anzulegen, daß nach vollzogener Operation ein möglichst vollständiger Verschluß des Loches erzielt werden kann. Von denjenigen Autoren, welche bisher an Selachiereiern Eingriffe vorgenommen haben, konnten, wie es scheint, KASTSCHENKO (1888) und RÜCKERT (1891) dieser Schwierigkeit nur in unvollkommenem Maß Herr werden; wenigstens existieren in der Literatur über ihre Versuche nur kurze, unvollständige Mitteilungen. Falls aber der Verschluß versagt, tritt sehr bald Absterben des Embryo ein, auch wenn die Folgen der Operation ertragen wurden. KOPSCH (1898) hat diesen Mißstand zuerst durch »ein geeignetes Verfahren« überwunden und konnte seine operierten Embryonen zehn Tage lang am Leben halten, ohne daß irgend eine Schädigung sich bemerkbar machte. Dieses Verfahren ist jedoch bis jetzt Geheimnis des Erfinders geblieben. EISMOND (1903) hat in einer russisch geschriebenen Abhandlung seine Methode beschrieben und Fensterverschlüsse bei *Scyllium*-Eiern abgebildet. Dem Referat von R. WEINBERG (1904) in SCHWALBES Jahresberichten über die Arbeit EISMONDS, welches mir erst nach meiner Rückkehr aus Neapel bekannt wurde, entnehme ich, daß EISMOND »schnell trocknende Lacke und Gummileim« zur Schließung der Schnittränder benutzte, »auch geronnenes Eiweiß . . . in Kombination mit Wachs-, Paraffin- oder Siegellackverbänden. Wenn die operierten Eier sich auch nicht immer entwickeln, so gehen sie bei diesem Verfahren nicht in Fäulnis über«. Ich hatte mit Lack-, Gelatine-, Gipsverbänden und andern Mitteln keine besonderen Resultate. Anfangs funktionierten manche dieser Verschlüsse hinreichend. Nach einigen Tagen widerstanden sie aber nicht mehr der Einwirkung

Digitized by Google

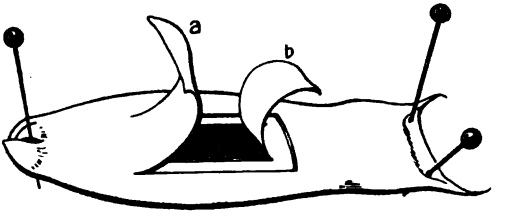
des Seewassers und versagten. Als Voraussetzung eines guten Verschlusses, bei deren Innehaltung auch schon weniger zweckdienliche Verbandmittel eine Zeitlang genügen, erwies sich eine besondere Art der Eröffnung der Schale. Letztere besteht aus Schichten, welche bei der Bildung von den betreffenden Teilen der Eileiterdrüse successive aufeinander abgeschieden worden sind und dann allmählich verhärten und ihre anfänglich durchsichtige, glashelle Farbe

Fig. 3.



bei *Pristiurus* in ein durchscheinendes Gelb, bei *Scyllium* in grauweiß verwandeln. Die äußersten Lagen sind also am stärksten gefärbt und am härtesten, die innersten am durchsichtigsten und weichsten. His (1897, S. 3 Anm.) benutzte schon dieses Verhalten, um durch vorsichtiges Abkratzen der äußeren Schichten die inneren durchsichtigen freizulegen und dann wie durch ein Glasfenster den Embryo während der Entwicklung beobachten zu können. Es gelingt nun leicht, ein größeres Stück der äußeren harten Lage von

Fig. 4.



dem inneren weichen und durchsichtigen Teil im Zusammenhang abzuheben, wenn man die betreffende Partie so umschneidet, daß die Messerspitze nur die oberen Schichten durchtrennt und die unteren intakt läßt (Textfig. 3, Schnitt *a*). Man kann dabei das Ei mit Nadeln in einer Wachsschale fixieren, welche so eingestochen werden, daß man nur die Ränder, an welchen die Schalenhälften zusammengefalzt sind, durchbohrt und also das Innere des Eies nicht berührt. Läßt man die losgelöste Partie an einer Seite im Zusammen-

Digitized by Google

hang mit der intakten Schale, so kann man sie wie eine Klappe emporheben und wieder zurückschnellen lassen, weil die verhärtete Kapselsubstanz eine erhebliche Elastizität besitzt. Es wird nun die große Klappe *a* emporgehoben, in dieser Stellung festgehalten und dann in die innerste durchsichtige Lage der Kapselwand eine Klappe geschnitten, welche viel kleiner ist als die Klappe *a* und sich in entgegengesetzter Richtung öffnet (*b* in Textfig. 3 und 4).

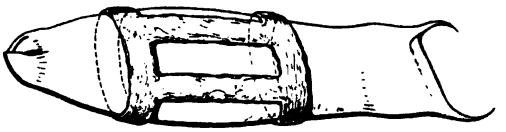
Hebt man auch diese in die Höhe und fixiert sie in dieser Stellung, so ist der Embryo für Instrumente zugänglich. Man kann ihn, sobald der Nabelstrang lang genug dazu ist, mit stumpfen Nadeln leicht aus seinem Gefängnis befreien. Er führt dann lebhafte Bewegungen in dem freien Meerwasser des Gefäßes aus, in welchem die Manipulationen vorgenommen wurden. Durch den Nabelstrang ist er dabei mit dem Dotter innerhalb der Kapsel in Verbindung. Auf diese Weise kann man Selachierembryonen längere Zeit direkt lebend beobachten, sie dann wieder in ihr Verließ zurückdrängen, die kleinere und darauf die größere Klappe zurückschnellen lassen, ohne daß die weitere Entwicklung in der Folgezeit darunter leidet. Jüngere Stadien mit kurzem oder noch nicht ausgebildetem Nabelstrang verbleiben natürlich innerhalb der Kapsel. Aus Vorsicht drehte ich stets die Schale, nachdem die Klappen geschlossen waren, langsam so, daß die mit Klappen versehene Seite nach unten zu liegen kam. Es dreht sich dann der Dotter von selbst in entgegengesetzter Richtung, da der Embryo immer zu oberst liegt. Er kommt also auf diese Weise unter die unversehrte Fläche der Kapsel zu liegen, und etwaige Schädlichkeiten, welche von der operierten Kapselseite her eindringen, treffen zuerst den untersten Pol des Dotters. Es ließen sich ohne jeden weiteren Verschluß so behandelte Eier längere Zeit am Leben erhalten, namentlich dann, wenn die innere Klappe möglichst klein war, *Pristiurus*-Embryonen z. B. drei Wochen lang (Journal B 04, *a*). Da ich längere Zeiträume zur Beobachtung der Operationsfolgen doch nicht zur Verfügung hatte, begnügte ich mich mit diesem Resultat.

Es müssen natürlich solche Eier sehr vorsichtig behandelt werden, da ein geringer Stoß genügt, die durchsichtige, eiweißhaltige Gallerte, in welcher der Dotter liegt, zwischen den Klappenrändern herauszutreiben und beim Zurückfedern der Kapselwand in die Ruhelage Seewasser anzusaugen. Zufälle wie diese führen dann meistens eine Infektion und Vernichtung des Eies herbei. Nachträgliche Verbände sichern einigermaßen davor, wenigstens vor den Folgen

Digitized by Google

geringer äußerer Insulte. Am zweckmäßigsten fand ich einen Paraffinverschluß, auf welchen mich gesprächsweise die Herren Dr. Schöbel und Dr. Gast aufmerksam machten. Mit einem Pinsel läßt sich flüssiges Paraffin in feinen Streifen leicht auf die mit Fließpapier abgetrocknete Schale des Eies so auftragen, daß die Klappenränder

Fig. 5.



fest aneinander gepreßt sind. Textfig. 5 zeigt, wie ich die Paraffinstreifen legte und wie sie miteinander zu einer einheitlichen Bandage verbunden wurden. Dieser Verband hält sehr fest und wird im Seewasser kaum gelockert. Tritt dies doch ein, so ist die Mühe eine geringe, ihn zu erneuern.

Ich behandelte mit derartigen Klappenverschlüssen und Verbänden Eier in den verschiedensten Stadien und erzielte dann, im Gegensatz zu allen andern Maßnahmen, stets gute Resultate. Hier bespreche ich nur diejenigen Eingriffe, welche zwecks Vornahme von Operationen an Flossen, also bei älteren Embryonen, vorgenommen wurden. Über Operationen an jüngeren Stadien, bei denen die Entwicklung des Lateralis studiert wurde, werde ich in einem späteren Aufsatz berichten.

Vor der Operation muß eine Narkose eingeleitet werden, da die Embryonen zu lebhaft sind, als daß man sich genaue Rechenschaft über ihre Größe, das jeweilige Stadium der Entwicklung geben oder die Instrumente mit erforderlicher Präzision an der richtigen Stelle einwirken lassen könnte. Diese Bewegungen sind auch bei intakten Eiern vorhanden, aber am geringsten, je kälter das Seewasser ist. Sie werden besonders heftig, wenn Manipulationen an den Eiern vorgenommen werden, vielleicht (abgesehen von den unvermeidlichen Druckeinwirkungen auf die Kapsel und das Ei in ihr) infolge der erhöhten Temperatur, welche die künstliche Beleuchtung, die Temperatur des Zimmers und die Nähe des menschlichen Körpers verursacht. Abkühlung mit Eis versuchte ich nicht, denn die Narkose gelang leicht und ohne Schaden für die Embryonen. Man kann mit einer Pravatzschen Spritze Chloroformwasser in die Nähe des Embryo bringen und diesen so betäuben. Sicherer

Digitized by Google

und einfacher wirkt Cocain, welches mir in der zoologischen Station in einer 2%igen Lösung in Seewasser zur Verfügung gestellt wurde. Von dieser Lösung träufelte ich allmählich in die Schale, welche das geöffnete Ei enthielt, so lange — unter vorsichtigem Umschütteln — Tropfen ein, bis der Embryo ruhig wurde. Auf 40—50 ccm Meerwasser, welche die Operationsschale faßte, wurden etwa 30 Tropfen der 2%igen Cocainlösung benötigt. Sowie der Embryo erwachen soll, braucht man das Ei nur in frisches Seewasser zu übertragen, alsbald beginnen dann wieder die Bewegungen.

Schnitte in die Flossen, wie sie für die im vorigen Abschnitte skizzierten Versuche erforderlich waren, lassen sich mit feinen Messerchen oder Scheren anbringen und werden gut vertragen. Auch Blutungen, welche dabei manchmal recht reichlich sind, schaden nichts. Der Embryo liegt manchmal nach der Operation stundenlang bewegungslos da. Ich glaubte anfangs oft, er sei verloren. Am nächsten Morgen bewegte er sich wieder und lebte eine Woche und länger, bis ich ihn abtötete.

Gelegentlich kommt es vor, daß krümelige Gebilde auftreten, welche dem Embryo anhängen und meist zwischen den äußeren Kiemenfäden sitzen. Sie können tagelang vorhanden sein, ohne daß der Embryo erkrankt. Ob sie auf die Dauer ein Zeichen beginnenden Siechtums sind, kann ich nicht sagen, da es nur bei operierten Tieren vorkam und diese der Untersuchung wegen früher abgetötet wurden. Makroskopisch sehen die Krümelchen wie Dotterpartikelchen aus; doch zeigten sie sich mikroskopisch im Zupfpräparat aus ganz andersartigen Elementen als Dotterplättchen zusammengesetzt, nämlich aus kleinen runden, kernhaltigen Zellen und dazwischen schwimmenden Infusorien. Näheres ermittelte ich über die Gebilde nicht.

Ich benutzte zum Anbringen der Schnitte anfänglich die Elektrolyse, weil dabei die erforderlichen Instrumente, welche ich Herrn Professor Kümmel in Heidelberg verdanke, leicht durch schmale Lücken in der inneren Schalenlage eingeschoben werden können und die innere Klappe *b* Textfig. 3 und 4 auf minimale Öffnungen reduziert werden kann. Als ich sah, daß die innere Klappe vertragen wurde, vertauschte ich die umständlichere elektrolytische Zerstörung ganz gegen die direkte mechanische Inzision mit Messer oder Schere. Doch war mir bei jüngeren Embryonen beim experimentellen Studium der Lateralisentwicklung die Elektrolyse von größtem Vorteil und unentbehrlich. Ich komme deshalb bei Besprechung jener

Digitized by Google

Versuche in einer späteren Mitteilung auf die elektrolytische Methode bei Selachierembryonen noch zurück.

Ein großes Hemmnis für experimentelle Untersuchungen an Scylliidenembryonen ist deren Empfindlichkeit gegen die Beschaffenheit des Seewassers. Lo Bianco (1899, S. 544) hat darauf hingewiesen, daß nur in der kühlen Jahreszeit in Zimmeraquarien normale Entwicklung erzielt werden kann, daß im Sommer dagegen spiralige Krümmungen auftreten, welche den Embryonen Ähnlichkeit mit Reptilienembryonen verleihen. Ich hatte mit derselben Schwierigkeit zu kämpfen, als ich im April und Mai 1902 meine Versuche auf Lipari begann. Im übrigen ist es leicht, die Eier auch unter sehr primitiven Verhältnissen aufzuziehen, wenn nur die Wassertemperatur nicht über 13—15° C. steigt. Ich hielt sie wochenlang in Sizilien in einem Eimer voll Seewasser, welches täglich einmal, manchmal aber auch nur nach mehrtägigen Pausen gewechselt wurde, und zog im vergangenen Winter auf diese Weise normale Embryonen auf. Am einfachsten erwies sich die Seewassereinrichtung von v. Koch (1873), um ein durchlüftetes Aquarium herzustellen. Es genügen dazu einige Stücke dünnen Bleirohres, wie es zur Umhüllung von elektrischen Leitungen benutzt wird, ein Stückchen Gummischlauch, eine regulierbare Klemme außer den Gefäßen (Eimer, Tonschalen). Die Bedienung des Apparates erfordert keine Sachkenntnis und ist jedem Laien leicht beizubringen. Sie besteht täglich nur in einmaligem Zuschütten eines oder zweier Eimer Seewasser in das Reservoir. Operierte Embryonen (Journalserie D) blieben in diesem Apparat, auch während ich längere Zeit abwesend war, am Leben und zwar länger als gleichalterige und gleichoperierte in der Zoologischen Station zu Neapel. Ich vermute, daß die größere Reinheit des Wassers dabei eine Rolle spielt; denn das Meer hat bei Lipari unmittelbar an der Küste Tiefen von 600 bis 1000 Meter, so daß die Verunreinigung durch die spärliche Bevölkerung gegenüber diesen Wassermassen gar nicht in Betracht kommen kann.

In Seewasser von 12—13° C., in welchem die in dieser Arbeit beschriebenen Tiere in Neapel aufgezogen wurden, erfolgt die Entwicklung sehr langsam, wie aus der speziellen Beschreibung zu ersehen sein wird. Da eine Erhöhung der Temperatur schädlich ist, so ist viel Geduld und Zeit nötig, um das Resultat von Experimenten an Scylliidenembryonen abwarten zu können.

Digitized by Google

4. Spezielle Ergebnisse an incidierten Selachierflossen.

Eine Fehlerquelle für die geplanten Eingriffe, welche mir eine Zeitlang große Schwierigkeiten machte und die Verwertung der Experimente zu vereiteln schien, besteht darin, daß die Entwicklungsstufe der Flossen des Embryo im Augenblick der Operation nicht direkt zu ermitteln ist. Es mußte sich darum handeln sicher zu sein, daß nicht etwa in der Flosse, welche in der durch Textfigur 1 verdeutlichten Art incidiert wurde, bereits Skeletteile angelegt waren, welche bis in den mit × bezeichneten Bezirk hineinragten. Denn es kam ja darauf an zu erkennen, ob nach der Operation in dem betreffenden Bezirk noch Skeletbildung möglich ist oder nicht. Nun sind wir aber nicht imstande am lebenden Embryo wahrzunehmen, wie weit das Flossenskelet differenziert ist, und auch aus dem allgemeinen Habitus und der Größe des Tieres ist kein Anhaltspunkt zu gewinnen, der sicher genug wäre, um daraus auf den Stand der Skeletentwicklung zu schließen. Zu einer allgemeinen Orientierung sind allerdings die äußeren Kiemenfäden und zwar deren Länge und Zahl gut zu brauchen. Bei dem *Pristiurus*-Embryo (von 20 mm Länge im lebenden Zustand), welchen die stereoskopische Aufnahme Taf. IV Fig. 5 zeigt, ist noch keine Spur von Mesenchymverdichtung im Inneren der freien Flosse vorhanden, also noch kein Skelet zu erkennen. Die Kiemenfäden sind hier kleine Höckerchen, welche beim Spritzloch noch im Inneren der Spalte verborgen liegen und bei den ersten vier Kiemenspalten etwa um die Länge eines Millimeters frei hervorragen. Wenn die Kiemenfäden aus dem Spritzloch frei hervortreten und zwar wenn einer bis drei sichtbar geworden sind, ist die Skeletentwicklung so weit fortgeschritten, daß das Basipterygium vorhanden ist und die ersten Radien different werden (Länge des lebenden Embryo bis zu 30 mm). Je mehr Kiemenfäden im Spritzloch vorhanden sind und je länger dieselben werden, um so zahlreichere Skeletstäbe sind in der Brustflosse differenziert. Da aber ein Monat und mehr (bei Wassertemperaturen von 10—13° C.) nötig ist, um einen Embryo nach Art des auf Taf. IV Fig. 5 abgebildeten bis zu einer Stufe, welcher Fig. 4 entspricht, aufzuziehen, so ist es in den meisten Fällen nötig, an Embryonen zu operieren, welche älter sind als das Stadium der Fig. 5, um schneller das erwünschte Endstadium zu erzielen und zu vermeiden, daß der gesetzte Defekt ausgeglichen und dadurch die in ihm gesetzte Schranke wieder entfernt wird.

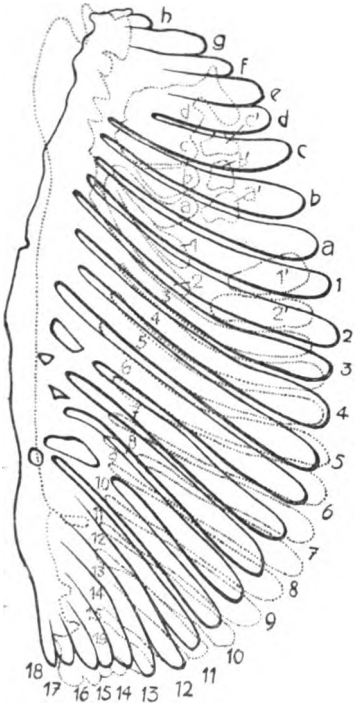
Digitized by Google

Es zeigte sich, daß sich nachträglich aus dem Verhalten der Muskeln mit Sicherheit ablesen läßt, in welchem Stadium operiert worden war. Denn die Muskelanlagen tauchen bekanntlich früher auf als die Skeletanlagen. Ich überzeugte mich nun, daß nach Incisionen, welche die Muskelanlagen durchschneiden, auch das distale Stück erhalten bleibt und sich weiter entwickelt. Es wurde dies festgestellt durch doppeltes Einschneiden einer Flosse derart, daß parallel zu dem Schnitt, welchen in Textfig. 1, S. 248 der punktierte Pfeil angibt, eine zweite, durch den glatten Pfeil verdeutlichte Incision gesetzt wurde. Fig. 1 Taf. V ist das Rekonstruktionsbild der Flosse samt der ventralen Muskulatur eines Objektes, welches 9 Tage nach der Operation fixiert wurde. Die beiden Incisionen haben die Muskulatur bei *A* und *B* parallel der Basis zerteilt. Außerdem ist die Incision *A* keine glatte, weil beim Einschneiden daß Instrument ein wenig ausglitt und bei α die ventrale Epidermis und ventrale Muskulatur an einer dritten Stelle zertrennte. Doch ist α eine Kerbe, welche die Flosse nicht ganz spaltete wie die Schnitte *A* und *B*; sie ging nicht tiefer als die ventrale Muskellage. Vergleicht man die Muskeln der operierten Flosse mit denjenigen der normalen desselben Tieres, welche in gleicher Weise durch Rekonstruktion in Fig. 2 Taf. V wiedergegeben sind, so ergibt sich, das zwischen *A* und *B* keine Reduktion von Muskeln eingetreten ist. Um die Vergleichung zu erleichtern, sind in Textfig. 6 die Muskelgrenzen beider Flossen in korrespondierender Lage aufeinandergepaust, und zwar die der normalen mit ausgezogenen, die der operierten mit punktierten Linien wiedergegeben worden. Daß die Richtung der Muskelstreifen nicht bei beiden Flossen dieselbe ist, rührt von der ein wenig verschiedenen Stellung der Flossen her, welche bei der Art der angewendeten Rekonstruktionsmethode (nach KASTSCHENKO) maßgebend ist für die Situation des Objektes in der Zeichnung (die Stellung der Flossen erkennt man aus Fig. 2 Taf. IV). Man kann sich jedoch leicht überzeugen, daß sich die am weitesten caudal liegenden Stücke von Muskelstreifen in dem Zwischenraum zwischen *A* und *B* (*1*, *a*, *b* Textfig. 6) numerisch so verhalten wie die entsprechenden Teile der normalen Flosse. Auch in dem mehr cranialwärts liegenden Komplex sind die einzelnen Streifen (*c*, *d* Textfig. 6) noch erkennbar, wenn auch eine Verbackung derselben, vermutlich infolge des beschränkten Raumes, eingetreten ist. Selbst kleine abgetrennte Partikel, wie die zwischen α und *A* liegenden (a', b', c'), sind gut erhalten geblieben. Da die ventrale Muskulatur

Digitized by Google

sich cranialwärts nachträglich vermehrt, um den Musc. abductor (Braus, 1900, S. 177, 178 und Taf. XXIII Fig. 3*B*) zu bilden, so war möglicherweise cranialwärts von dem Komplex *e*, *f* zur Zeit der Operation noch kein Muskelmaterial vorhanden. Jedenfalls ist das Fehlen von Muskelstreifen in der operierten Flosse am cranialen Rande nicht auffällig, da dieser in der Entwicklung der normalen Flosse gegenüber ziemlich stark im ganzen zurückgeblieben ist (Fig. 2 Taf. IV).

Fig. 6.



Ventrale Muskeln der normalen Flosse mit ausgezogenen, die der operierten Flosse mit punktierten Konturen. *Pristiurus*. Die Orientierung der Muskelstreifen zueinander (ausgezogene Linien nach Taf. V Fig. 2, punktierte nach Fig. 1) wurde so erzielt, daß die Skelete zunächst aufeinander gepaust wurden. Da die Lage der Muskeln zum Skelet aus den Originalrekonstruktionen genau bekannt ist, ergab sich dann von selbst die Lage der Muskelkonturen beider Flossen zueinander. Größenverhältnis wie bei den Tafelfiguren. (Kombinationsschema.)

Daß die abgetrennten distalen Enden der Muskelstreifen für sich weiter zu existieren und zu wachsen vermögen, erklärt sich leicht aus ihrem histologischen Bau. C. Rabl und Mollier haben gleichzeitig (1893, *Pristiurus*, *Torpedo*) darauf aufmerksam gemacht, daß das laterale Ende derselben »noch lange den embryonalen Charakter seiner Wandung in der epithelialen Anordnung seiner Elemente« (Mollier, S. 23) erkennen läßt, auch wenn im übrigen bereits die Zellen der Muskelanlagen in Muskelfasern umgewandelt sind. Da diese Teile (bei *Spinax*) der Sitz zahlreicher Zellteilungsfiguren sind, äußerte ich mich über dieselben: »Sie bilden eine Art embryonalen Bildungsorgans, von welchem die Zellvermehrung hauptsächlich ausgeht« (1899, S. 541) und zeigte, daß diese »kolbenförmigen Bildungsorgane« es sind, »von welchen jedes den betreffenden Musculus radialis, zu welchem es gehört, mit neuem, rein metamerem Material versorgt« (l. c., S. 543). Es ist also begreiflich, daß diese Teile, auch isoliert, sich besonders leicht behaupten können, jedenfalls so lange, wie die Tiere in meinen Experimenten am Leben gelassen wurden. Letzteres war durch die

Digitized by Google

zweite Incision festgestellt, da diese (*Sp*, Fig. 1 Taf. V) an demselben Embryo vorgenommen war, welcher zum Studium der Skeletogenese diente.

Auf Grund dieser Befunde ist es aber möglich, die oben beschriebene Fehlerquelle sicher zu beseitigen. Falls nämlich in dem mit × bezeichneten Bezirk der Textfig. 1 nach Fixierung des operierten Embryo keine Muskulatur gefunden wurde, so war sicher auch zur Zeit der Operation keine Anlage von solcher darin vorhanden, denn sonst hätte sie sich erhalten. Um so weniger aber konnten dann zur Zeit der Operation Skeletteile in dem betreffenden Bezirk vorhanden gewesen sein. Denn diese bilden sich stets später als die Muskelanlagen an der korrespondierenden Stelle. Kommen aber doch Skeletteile in dem in Rede stehenden Bezirk einige Zeit nach der Operation zum Vorschein, so ist der Beginn dieser Entwicklung sicher nach der Operation, nicht vor der Operation zu datieren.

Andre Kontrollversuche (Journal e_1, 05) ergaben, daß Schnitte, wie der in Textfig. 2 durch den Pfeil gekennzeichnete, die Skeletstäbe hüben und drüben vom Schnitt nicht in ihrer Entwicklung stören. Es werden also nicht etwa bereits gebildete Stäbe infolge Störungen seitens der Eingriffe zur nachträglichen Verschmelzung und Verklumpung gebracht. Daraus geht hervor, daß eine einheitliche Skeletplatte, welche nach zweckentsprechend lokalisierten Schnitten dieser Richtung an Stelle von Radien entsteht (*P*, Fig. 3 *a* Taf. VI), primär zustande gekommen sein muß und nicht etwa sekundär durch Verschmelzung früher bereits gebildeter Stäbe.

Da die Kriterien für den Zustand des Embryos zur Zeit der Operation auf diese Weise nachträglich aus dem operierten Objekt selbst gewonnen werden und sich nicht aus dem Vergleich mit ähnlich oder gleich ausschauenden Embryonen derselben Art, welche aber selbst nicht Objekt von Eingriffen sind, herleiten, so ist die Methode besonders sicher; sie ist aber auch besonders mühevoll. Denn aus einer Anzahl von operierten Embryonen konnten schließlich nur wenige ausgewählt werden, bei welchen der experimentelle Eingriff im richtigen Augenblick vorgenommen worden war. Bei den andern war der richtige Moment verpaßt worden. Und dies ergab sich meistens erst, nachdem nicht nur, was selbstverständlich ist, eine sorgfältige Aufzucht und Fixierung vorgenommen und lückenlose Serien angefertigt worden waren, sondern nachdem auch durch Richtungslinien und (graphische) Rekonstruktion ein

Digitized by Google

klarer Einblick in das Endresultat des Versuches ermöglicht war. Ich bekam infolgedessen einen vollen Überblick über den Erfolg meiner Experimente erst lange, nachdem dieselben wegen meiner Abreise von Neapel abgeschlossen werden mußten. Es wurden im ganzen an zehn Flossen, bei denen die Embryonen sich genügend weit entwickelten, Incisionen gesetzt. Von diesen waren fünf parallel zur Basis und fünf senkrecht zu derselben incidiert worden. Von jeder Serie genügte einer vollkommen den gestellten Anforderungen. Diese beiden Befunde sind in jeder Weise so klar und die operierten Flossen so gesund und kräftig entwickelt trotz des vorgenommenen Eingriffes, daß sie zur Beantwortung der gestellten Fragen ausreichen. Ich hätte gern ein größeres Material zusammengebracht, aber die technischen und die der Operationsidee selbst anfänglich entgegenstehenden Schwierigkeiten konsumierten den größten Teil der zu dieser Untersuchung verfügbaren Zeit meines Aufenthaltes am Mittelmeer.

Die Embryonen wurden mit ZENKERscher Flüssigkeit fixiert und die Serien mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

a. Resultat der parallel zur Flossenbasis (nach dem Schema der Textfig. 1) vorgenommenen Zerschneidung.

Das Objekt, auf welches ich mich hier stütze, ist ein *Pristiurus*-Embryo (Journal E_2, 05), welcher bei der Operation 29 mm lang[1] war. Der Dorsalsaum war noch voll erhalten, jedoch dicht hinter den beiden Verdichtungen in ihm, den Anlagen der Pinnae dorsales, eingekerbt. Aus dem rechten Spritzloch ragte ein Kiemenfaden heraus, aus dem linken zwei; ein dritter, dorsal von den beiden andern liegender, lugte ein wenig vor. Bei der Fixierung, am neunten Tag nach der Operation, bei welcher der Embryo sehr lebhafte und starke spontane Bewegungen des Körpers machte, betrug die Länge (ebenfalls am lebenden kokainisierten Tier gemessen) 30,5 mm. Die Einkerbungen hinter den Dorsalpinnae waren zu breiteren Einschnitten erweitert; doch waren noch Stücke des hinfälligen Teiles des Dorsalsaumes erhalten. Aus dem rechten Spritzloch ragten jetzt

[1] Die Maße sind nicht vergleichbar mit solchen von abgetöteten oder gar mit Alkohol gehärteten Embryonen. C. RABL gibt z. B. an, daß bei *Pristiurus* der jüngste seiner Embryonen, welcher die Anlage der Radien erkennen ließ, 27 mm lang war (1897, S. 200). Offenbar war derselbe fixiert, als er gemessen wurde (vgl. l. c., S. 156) und deshalb ein wenig geschrumpft.

Digitized by Google

drei Kiemenfäden heraus und außerdem war ein vierter eben sichtbar, aus dem linken Spritzloch kamen deren vier hervor. Fig. 4 Taf. IV ist die Reproduktion einer stereoskopischen Aufnahme des fixierten Tieres. War somit eine deutliche Weiterentwicklung des Embryo zu konstatieren, so war anderseits der Haupteinschnitt *A* in die rechte Brustflosse äußerlich unverändert (Fig. 2 Taf. IV). Er war nicht geschlossen. Der basale Teil der operierten Flosse war kürzer geblieben als derjenige der normalen Flosse, offenbar weil der craniale Rand nicht in demselben Maß wie bei letzterer ausgewachsen war (vgl. Fig. 1 und 2 Taf. V). Der laterale Teil der operierten Flosse dagegen ist gerade so entwickelt wie bei der normalen (Fig. 2 Taf. IV; dies tritt in Fig. 1 Taf. V nicht so hervor, weil die Partie lateral von *Sp* in der Zeichnung perspektivisch verkürzt ist). Es erklärt sich das Verhalten des basalen Teils aus der Art der Operation.

Der Eingriff bestand darin, daß mit einer feinen Schere zwei Einschnitte parallel zur Basis gemacht wurden. Ich bezeichne den lateralen *A* als Haupteinschnitt, weil er dazu diente, den wesentlicheren Teil der Aufgabe, die Skeletogenese, zu verfolgen. Die mediale Incision *B* nenne ich Nebeneinschnitt, weil durch ihn eine sekundäre Frage, die oben erläutert wurde, zu beantworten war. Um sicher zu sein, daß die Schere auch bis zur Spitze des Schnittes die Gewebsanlagen völlig getrennt hatte, fuhr ich mit einem feinen Messer jeden Schnitt nach. Dabei glitt, wie schon erwähnt, das Messer beim Einsetzen auf den Hauptschnitt *A* ein wenig ab und erzeugte die Kerbe α. Es ist nun die zwischen Haupt- und Nebenschnitt liegende Partie diejenige, welche cranialwärts nicht so wie die normale Flosse weitergewachsen ist. Es hängt dies wahrscheinlich mit Ernährungsverhältnissen zusammen, denn die Brücke, welche diesen Bezirk mit dem intakten Teil der operierten Flosse verbindet, ist erheblich schmaler als diejenige, welche den lateralen Bezirk mit der übrigen Flosse in Beziehung gelassen hat.

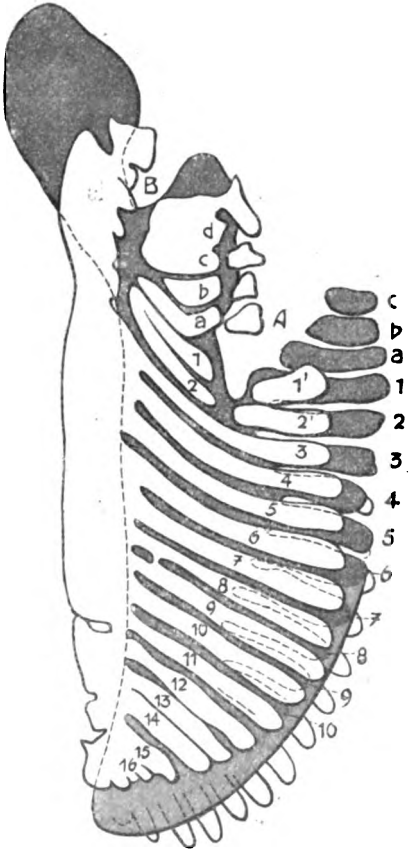
Bei der Operation entstand eine Blutung aus den ventralen Incisionsöffnungen, die aber bald von selbst zum Stehen kam. Aus dem Protokoll der folgenden Tage bis zum neunten, an welchem die Eröffnung der Schale und Fixierung des Embryo vorgenommen wurde, ist nichts Besonderes hervorzuheben als daß der Embryo vom Tag nach der Operation an bis zuletzt normale spontane Bewegungen zeigte und dadurch sich gesund erwies. Die Wassertemperatur in

Digitized by Google

dem Zuchtgefäß betrug in diesen Tagen mit geringen Schwankungen 12—13° C.

Die Untersuchung der Horizontalserie, welche mit Richtungslinien nach Born-Peter versehen und zu graphischen Rekonstruktionen nach Kastschenko benutzt wurde (Technik s. Braus, 1904 A, S. 402), zeigt, daß der Hauptschnitt *A* durch die ganze Dicke der Flosse hindurch erhalten ist. Allerdings ist im Innersten das Epithel der durch die Incision getrennten Lappen bereits zu einer einheitlichen Lage verschmolzen, welche sich als solider Sporn in den einzelnen Schnitten präsentiert und in die Rekonstruktion Fig. 1 Taf. V gemäß ihrer größten Ausdehnung einpunktiert wurde (*A*). Da die ventralen (s. Figur) und dorsalen Muskeln weiter caudalwärts durchtrennt sind als die Epithelplatte reicht, so kann diese nicht mehr der ganzen Ausdehnung des Einschnittes entsprechen. Es war dem Skelet Gelegenheit gegeben, sich an Stellen vorzuschieben, an welchen zur Zeit der Operation und kurz nachher die Gewebsanlagen durch die Incision zertrennt waren. Man sieht aus Textfig. 7, in welcher die Topographie der Muskeln zum Skelet dargestellt ist, also die in Fig. 1 und 3 Taf. V getrennt abgebildeten Komponenten der Flosse in richtiger Lage vereinigt sind, daß das Skelet im Bereich des durch die Operation zertrennten Muskelstreifens *2* (*2'*) einheitlich ist. In noch viel höherem Maß ist dies im Bereich der Nebenincision *B* der Fall. Hier ist die Muskulatur

Fig. 7.



Skelet (dunkel) und ventrale Muskulatur (hell) der operierten Brustflosse von *Pristiurus* (Taf. V Fig. 1 und 3) in ihrer natürlichen Lage. Originalrekonstruktion in demselben Größenverhältnis wie die Tafelfiguren.

Digitized by Google

zertrennt geblieben (Textfig. 7) und dadurch ein Hinweis darauf, wie groß mindestens der Einschnitt war, erhalten. Das Skelet geht aber intakt durch die operierte Partie hindurch, obgleich sicher bei der Operation hier ein klaffender Spalt bestand. Es besteht zwar an der Epidermis eine Einbuchtung, welche die Stelle der Incision auch äußerlich noch verrät. Im übrigen aber ist im Innern der Flosse keine Trennung der bindegewebigen Schichten oder eine Scheidewand aus Epidermis vorhanden wie beim Haupteinschnitt *A*.

Es ist an diesem Objekt nachträglich nicht mit Sicherheit zu bestimmen, ob die Heilung nach der Operation allgemein so zustande kam, daß sich die Incisionsränder zuerst mit Epidermis bedeckten und dann erst miteinander in Verbindung traten unter allmählicher Verschmelzung und Resorption des Epithelbelages der ehemaligen Wundränder, oder ob Heilung per primam erfolgte. Im letzteren Fall hätten sich Mesoderm mit Mesoderm und Ectoderm mit Ectoderm an korrespondierenden Partien der Schnittränder direkt nach der Operation wieder verbunden, sobald sich die Wunde schloß. Jedenfalls ist der größte Teil des Haupteinschnittes, soweit der Epithelbelag noch vorhanden und einheitlich (*Sp*) ist, ein Beweis, daß die erstere der beiden Möglichkeiten, die Verschmelzung anfänglich freier Epidermisbedeckungen der Wundränder, in der Tat eingeleitet wurde. Und auch für die übrigen Stellen der Incision *A* und der Incisionen überhaupt ist dieser Modus der weitaus wahrscheinlichere. Bei andern operierten Flossen sah ich, daß schon zwei Tage nach der Operation eine komplete Überhäutung der Wundränder eingetreten war (Journal e_1, 05). Dieselbe vollzieht sich also jedenfalls sehr schnell, ist aber dann keine der Verheilung der Lappen hinderliche Bildung, wie die Verschmelzung der Epithelien, soweit sie als Rest der Incision *A* erhalten sind, beweist.

Das Wesentlichste von diesen Befunden an der gesamten operierten Flosse für unsre Zwecke besteht darin, daß im Bereich des Haupteinschnittes *A* noch eine epitheliale Scheidewand besteht, welche als solide Schranke durch die ganze Dicke der Flosse hindurchgeht und, so weit sie vorhanden ist, jeden direkten Zusammenhang skeletogener Prozesse hüben und drüben von ihr unmöglich machen mußte; ebensowenig konnte die Einwirkung von Muskelanlagen, welche medial von der Epithelwand liegen, auf Skeletbildungen lateral von dieser stattfinden. Anderseits zeigt sich besonders an dem Nebeneinschnitt *B*, wie schnell die Einwirkungen der Incisionen so weit reparabel sind, daß die Skeletbildung an der

Digitized by Google

getroffenen Stelle wieder restituiert werden kann, und wie sehr es not tat, nicht zu lange mit dem Abtöten der Embryonen nach der Operation zu warten, um nicht die Spuren des Eingriffes verwischt oder gänzlich unkenntlich vorzufinden.

In unserm Fall sind aber am Skelet die wesentlichen Veränderungen eingetreten und sichtbar, welchen nach dem Plan des Experimentes unser Hauptinteresse zugewendet ist. Allerdings betreffen sie nur kleinere Partien des Flossenskelets; dies war zu erwarten, da größere Veränderungen in dem relativ geringen Zeitraum zwischen Operation und Fixierung des Embryo zeitlich unmöglich waren.

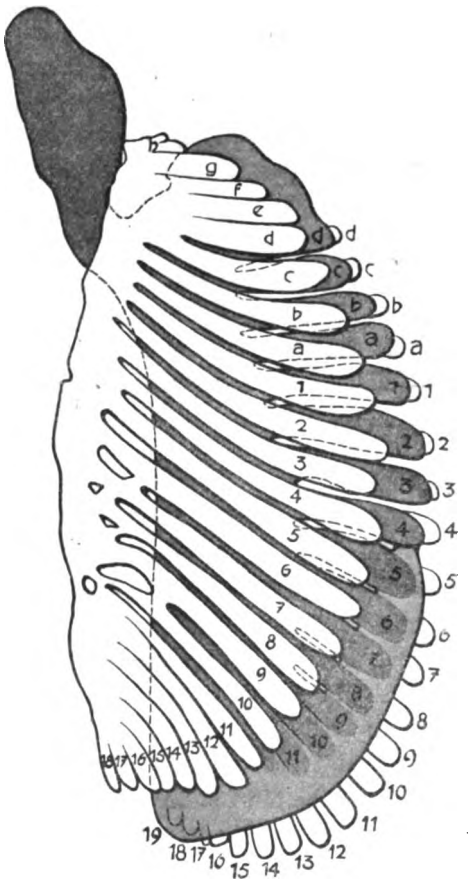
Die Rekonstruktion, welche Fig. 3 Taf. V wiedergibt, zeigt am cranialen Ende des Radienbesatzes drei völlig isolierte Skeletstäbe (*a*, *b*, *c*) und von diesen sind zwei (*b*, *c*) völlig und einer (*a*) fast völlig dem etwaigen Einfluß der Muskelstreifen entrückt (Textfig. 7). Das Präparat beweist also, daß Skeletstäbe der Brustflosse aus Material entstehen können, welches zu keiner Zeit der Entwicklung unter dem Einfluß der Muskulatur gestanden hat und welches zur Zeit der Verdichtung zu solchen Stäben ohne Zusammenhang mit dem Basipterygium ist. Der letztere Schluß ist wichtig, weil er bestätigt, daß bei *Pristiurus* keine freien Auswüchse des Basipterygium zur Bildung der Skeletstäbe nötig sind.

Ich möchte hier eine genauere Vergleichung der operierten und normalen Flosse des Embryo anschließen und dadurch dieses Resultat nach jeder Richtung hin sicher stellen. Um bequeme Bezeichnungen der Skeletstäbe und Muskelstreifen zu ermöglichen, habe ich denjenigen Radius, welcher zuerst völlig aus der Umgebung herausdifferenziert ist, mit *1* bezeichnet (Taf. V Fig. 4). Ich konnte dies an jüngeren normalen Stadien nachweisen, in welchen alle Radien, welche als Verdichtungszonen kenntlich waren, noch lateral im Zusammenhang standen und nur der hier mit *1* bezeichnete Skeletstab distal von seinen Nachbarn frei geworden war. Von ihm aus setzt sich der Prozeß, welcher schließlich alle Radien zu freien Zinken des gemeinsamen basalen Verbindungsstückes herausmodelliert, caudalwärts und cranialwärts fort. Ich bezeichne die cranial folgenden Radien mit den fortlaufenden Buchstaben des Alphabets (*a*, *b*, *c* ...), die caudal folgenden mit fortlaufenden Ziffern (*2*, *3*, *4* ...). Um für die Muskelstreifen ebenfalls bequeme Bezeichnungen zu gewinnen, war es am einfachsten, jedesmal den einem Knorpelstrahl anliegenden Musculus radialis mit der entsprechenden Ziffer bzw.

Digitized by Google

Buchstaben zu versehen. Bei den ventralen Muskelstreifen in Fig. 2 Taf. V bezeichnen also die Ziffern *1—11* Muskelstreifen, welche zu den mit denselben Ziffern versehenen Skeletstäben der Fig. 4 derselben Tafel gehören, während die Ziffern *12—18* die Numerierung einfach caudalwärts fortsetzen. Skeletstäbe sind hier in der weiteren Entwicklung noch zu erwarten, soweit überhaupt solche auftauchen. In Wirklichkeit finden sich bei *Pristiurus* insgesamt nicht mehr als 21 bis 22 Radien in der fertigen Flosse (RABL, 1897, S. 203, nach GEGENBAUR, 1865, Taf. IX Fig. 7 nur 19 Stück).

Fig. 8.



Skelet (dunkel) und ventrale Muskulatur (hell) der normalen Brustflosse, *Pristiurus* (vgl. Taf. V Fig. 2 u. 4), in ihrer natürlichen Lage. Originalrekonstruktion in demselben Größenverhältnis wie die Tafelfiguren, jedoch spiegelbildlich.

Ebenso bezeichnen die Buchstaben *a—d* Muskelstreifen, welche den mit denselben Buchstaben bezeichneten Skeletstäben entsprechen, und *e—h* setzen diese Bezeichnung fort.

In welcher Weise Skelet und Muskulatur der normalen Flosse topographisch zueinander orientiert sind, ist aus Textfig. 8 zu ersehen. Für die operierte Flosse gibt Textfig. 7, wie oben erwähnt, das entsprechende Bild.

Die Bezeichnungen der Skeletstäbe bringen also eine Succession zum Ausdruck, welche in der Entwicklung tatsächlich stattfindet. Ob dabei der Strahl *1* wirklich als einziger zuerst sichtbar wird, oder ob nicht gleichzeitig verschiedene Verdichtungszentren, zu denen er wahrscheinlich gehört, auftreten, kann ich nicht sagen, da ich nicht

Digitized by Google

genügende Erfahrungen über solche Stadien bei *Pristiurus* besitze. Bei *Spinax* hat E. Ruge in dem jüngsten von ihm beschriebenen Stadium der Radienentwicklung drei Radien gesehen (1902, S. 11). Ich zähle in dem jüngsten derartigen Stadium von *Pristiurus*, welches ich bisher fand, bereits sechs wohl begrenzte Radien (den Stäben *a*, *1*, *2*, *3*, *4*, *5* der Fig. 4 Taf. V entsprechend). Aber von diesen war nur einer, eben der mit *1* bezeichnete, fertig, d. h. als freier Stab allseitig aus der mit den übrigen gemeinsamen Matrix herausdifferenziert, während die andern fünf noch mit dem lateralen Ende in dieser steckten und erst in späteren Stadien frei werden. Diese Succession ist aber bei den Muskelstreifen keineswegs vorhanden. Und so ist deren Bezeichnung also ohne jede genetische Bedeutung, sondern nur von praktischem Wert. Die Muskelknospen wachsen vielmehr ziemlich gleichzeitig in die Flossenanlage hinein, verbinden sich dann durch Anastomosen zu den dysmetameren Musculi radiales und erhalten als solche an den Rändern der Flosse (namentlich caudal) Succurs von andern myogenen Elementen, welche später und nicht in Form von Muskelknospen erzeugt werden (vgl. Braus, 1899, S. 553 u. ff.). Zur Zeit, wenn die Skeletstäbe entstehen, ist also die Muskulatur im wesentlichen stabilisiert und aus gleich entwickelten Anlagen gebildet.

Vergleichen wir die Muskelanlagen der operierten Flosse mit denen der normalen (Taf. V Fig. 1, 2), so sehen wir, daß das Entwicklungsstadium bei beiden dasselbe ist. Die basalen Enden sind in Verbindung miteinander getreten und beginnen sich aufzubiegen, um ihren Ursprung auf die Rumpfwand und später auf den in dieser liegenden Schultergürtel zu übertragen und zu befestigen. Auch die Zahl und Lage der gebildeten Muskelstreifen ist in beiden Flossen identisch (vgl. Textfig. 6, S. 258). Die einzige Ausnahme macht das bereits S. 258 besprochene und erklärte Ausbleiben von Muskelstreifen der operierten Flosse, welche den Streifen *f—h* und vielleicht teilweise *e* in der normalen Flosse entsprechen, soweit dieselben in den zwischen Schnitt *A* und *B* liegenden Rayon fallen würden, und ferner das Ausbleiben von Muskelanlagen lateral von Incision *A*. An der letzteren Stelle würde man bei einer unversehrten Flosse die Spitzen der Musculi radiales *a—e* erwarten (Textfigur 7, S. 262). Sie konnten sich hier nicht bilden, weil zur Zeit der Operation noch keine dieser Muskelanlagen über die vom Messer getroffene Linie *A* hinausgewachsen und nach der Operation kein Eindringen der sich medio-lateralwärts ausbreitenden Anlagen infolge

Digitized by Google

der gesetzten Schranke mehr möglich war. Dagegen war zur Zeit der Operation wohl die Linie *α* von den Muskelanlagen bereits überschritten. Die hier von der Incision abgetrennten Kuppen der Anlagen *a—c* sind deutlich erhalten und bis gegen die Linie *A* hin entwickelt, ohne über das hier bestehende Hindernis hinaus zu können (Taf. V Fig. 1 *a'*, *b'*, *c'*). Schließlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß die basalen Enden der Muskelanlagen auch soweit sie mit den zwischen *A* und *B* unterdrückten Anlagen *e* bzw. *f—h* korrespondieren, in der Nähe des Schultergürtels wohlentwickelt sind (Fig. V Taf. 1; siehe besonders Textfig. 6, S. 258, in welcher deutlich ist, daß die Muskelanlagen der operierten Flosse an der medialen Grenze der Muskulatur gerade so weit cranialwärts reichen, wie die der normalen Extremität).

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß die Muskelanlagen nur von der Basis der Flosse her in die lateralen Bezirke vorzuwachsen vermögen, daß dagegen keine Bildung von Muskelmaterial in loco, d. h. von etwa lateral bereits vorhandenen, von den Muskelknospen unabhängigen und deshalb zwischen den Mesodermzellen zunächst nicht kenntlichen Bildungszellen erfolgt. Eine solche Annahme, wie sie hier widerlegt wird, liegt nicht so fern, wie man etwa denken könnte. Differenzieren sich doch bei manchen Flossen der Teleostier auch die Extremitätenmuskeln gerade so wie das Skelet aus Mesodermzellen heraus, welche schon vorher innerhalb der Flosse eine einheitliche Verdichtung bilden. Harrison (1895, S. 504) hat die Annahme für diese und für die Extremitäten höherer Wirbeltiere für wahrscheinlich erklärt, »daß die mesenchymatischen Zellen, die sich vorher aus dem Verbande des epithelialen Mesoderms« (also der äußeren Cölomlamelle) »abgelöst haben und die Anlage der Extremitäten bilden, zu jener Zeit noch durchaus undifferenzierte Mesodermzellen sind, und daß die verschiedenen Einflüsse, welche die Differenzierung späterhin bewirken, erst dann sich geltend machen können, wenn die Zellen ihre endgültige Lage in der Extremitätenanlage eingenommen haben«. Danach müßte es also bei *Salmo salar*, dem Objekt, auf welches sich Harrison vornehmlich stützt, nicht unmöglich sein, auch nach partieller Durchtrennung der Flosse nach Art der Textfig. 1 distal von der Incision *A* Muskeln zu erhalten; denn diese sollen sich ja aus indifferentem, in loco stationiertem Material entwickeln. Ähnliches ist also in der hier bei *Pristiurus* untersuchten Region der Brustflosse keineswegs der Fall. Daß aber auch bei Selachiern und speciell bei *Pristiurus* an

Digitized by Google

solche lokale myogene Quellen gedacht werden kann, habe ich früher gezeigt, als ich fand, daß zu dem von den Muskelknospen an die Brustflosse gelieferten Material nachträglich noch Neues hinzukommt (1899, S. 555). Wenigstens entsprechen die Muskelknospen, welche bei *Pristiurus* anfänglich in die Flosse eintreten, nur dem 3. bis 14. Myotom, während in etwas älteren Embryonen, welche 27,5 und 31,5 mm in konserviertem Zustand maßen, also gerade so alt oder nur wenig älter als das hier untersuchte Tier waren, sich noch Muskeln hinzugesellt haben, welche von Nervenästen des 15. und 16. Myotoms versorgt und nicht in Form von Knospen an die Flosse abgegeben werden. Es betrifft dies freilich den caudalen Teil der Flosse. Der craniale Teil der Muskulatur ist bei *Pristiurus* daraufhin noch nicht untersucht. Wenn es nach den Erfahrungen bei *Spinax* und den Nervenverhältnissen der *Pristiurus*-Flosse in älteren Stadien auch nicht wahrscheinlich ist, daß an dieser Stelle solche von den Muskelknospen unabhängigen Muskelzuflüsse wie am caudalen Flossenrand eintreten, so ist es doch nicht unwichtig, aus dem Resultat des Experimentes zu erfahren, daß jedenfalls eine Differenzierung solcher Zellen in loco nicht stattfindet. Es wäre wichtig, den entsprechenden Eingriff am caudalen Rand der *Pristiurus*-Flosse zu machen, um dort den Weg festzustellen, welchen die Zuflüsse von myogenem Material aus dem 15. und 16. Myotom einschlagen. Ich habe früher die Vermutung ausgesprochen, daß dieselben zwar in loco auftauchen, aber von der Muskelbildungslamelle der betreffenden Ursegmente (mediales Blatt der Somiten) ihren Ausgang nehmen, indem ich andre Entstehungsmöglichkeiten, gestützt auf die histogenetischen Verhältnisse von *Pristiurus*- und namentlich von *Torpedo*-Embryonen, ausschalten zu können glaubte (1899, S. 562 u. ff.). Mit Hilfe des Experimentes lassen sich gewiß hier neue und entscheidende Aufschlüsse erzielen. Leider mußte ich mich aus äußeren Gründen diesmal auf die Versuche an den cranialen Flossenbezirken beschränken.

Die Skeletanlagen der normalen und operierten Brustflosse unsres Objektes sind histologisch aus Verdichtungen des Mesoderms gebildet, welche stellenweise (Schultergürtel und Basipterygiumanlage) als Vorknorpelgewebe bezeichnet werden können, stellenweise (Radien) noch relativ locker sind und deshalb mehr Vorstufen des Vorknorpels darstellen. Hyaline Grundsubstanz ist an keiner Stelle gebildet. Die Grenzen gegen die umgebenden lichteren Partien des Mesoderms sind natürlich um so weniger scharf, je weniger

Digitized by Google

der betreffende Abschnitt die typische dichte Zusammensetzung fertigen Vorknorpels hat. Sie treten in den Zeichnungen (Taf. V Fig. 3, 4) bestimmter hervor als am Objekt selbst, sind aber am letzteren namentlich beim Rekonstruieren nicht zu verwechseln, weil sie nicht auf einen Schnitt der Serie beschränkt sind, sondern weil das auf einem Schnitt Erkannte auf den folgenden seine natürliche Fortsetzung finden muß, wenn kein Irrtum vorliegt.

Die Skeletanlage besteht bei beiden Flossen aus dem Schultergürtel (*Sch*), dem Basipterygium (*Bp*) und den Radien. Von letzteren ist nur eine bestimmte Zahl in ihrem ganzen Kontur freigelegt, andre sind nur teilweise aus der Gewebsplatte herausdifferenziert, aus welcher sie entstehen, verschiedene der 19—22 Radien des ausgebildeten Tieres fehlen noch. Die Figuren Taf. V zeigen die Rekonstruktionen von der ventralen Seite. Am Schultergürtel liegt also dem Beschauer das Coracoid zunächst, die Scapula verschwindet in der Tiefe und ist infolge der perspektivischen Verkürzung nicht anschaulich zu sehen. Die Skelete sind so gestellt, daß die Nervenkanäle (welche von dem Bündel der Nervenäste *N* für die vordersten Muskelstreifen passiert werden) und die Gefäßkanäle *G* auf derselben Horizontalen stehen. In dieser Stellung korrespondieren einander alle identischen Partien normaler Flossen. In Textfig. 7 und 8 ist das Skelet beider Flossen in der am Objekt vorhandenen topographischen Beziehung zu der ventralen Muskulatur wiedergegeben. Die Muskeln liegen zu oberst und zwischen ihnen schimmert das tiefer, in der Mitte des Flossenlappens liegende Skelet durch. Am tiefsten und nur mit den distalen Enden sichtbar liegt die dorsale Muskulatur, welche der dorsalen Fläche des Flossenlappens unmittelbar anliegt und deshalb für die Betrachtung von der ventralen Seite her durch alle übrigen Bestandteile überlagert ist. Eine solche Einsicht in den Aufbau der Flosse, wie sie diese Figuren vermitteln, ist nur durch Isolierung der in Frage stehenden Elemente vermittels der Rekonstruktion zu erzielen. Am intakten Objekt erkennt man nur und auch nur unvollkommen die Muskelkonturen (Fig. 2 Taf. IV).

Die Größe des Skeletes der freien Flosse, speciell die Größe und Zahl der Radien unterscheidet sich bei der operierten Flosse kaum von derjenigen der normalen (Fig. 3, 4 Taf. V). Es sind wohl die caudalsten Radien bei der ersteren (*6—10*) noch weniger scharf herausmodelliert als bei der letzteren, auch fehlt bei der operierten Flosse eine Andeutung des Radius *11*, welche bei der

Digitized by Google

normalen vorhanden ist. Eine geringe Retardation ist also wohl bemerkbar und auch als Folge der Störung der Entwicklung durch den blutigen Eingriff verständlich. Sie äußert sich bei den cranial gelegenen Radien darin, daß am operierten Objekt eine Andeutung des Radius *d*, welche beim normalen vorhanden ist, fehlt. Viel wichtiger als diese unbedeutenden Verzögerungen der Entwicklung, welche die operierte Flosse erkennen läßt, ist gerade der Umstand, daß im allgemeinen die Entwicklung des Skelets nach der Operation in typischer Weise vorwärts geschritten und deshalb ein der normalen Extremität desselben Tieres direkt vergleichbares Objekt entstanden ist.

Der Defekt, welchen die Operation hinterlassen hat, beschränkt sich auf eine Spalte im Basipterygium im Bereich des Einschnittes *A*. Die Incision *B* (und eventuell *α*) hat keine andauernde Veränderung der Entwicklung gesetzt. Der Lage dieser Incision nach mußte dieselbe ursprünglich, als sie an Ausdehnung dem noch in der Muskulatur bestehenden Defekt entsprach (Textfig. 7), bereits angelegte Partien des Skelets treffen und durchtrennen. Wenigstens ist bei *Spinax*, bei welchem die früheste Entstehung des Basipterygium sehr übersichtlich ist, gerade die im Bereich von Schnitt *B* befindliche Partie des Basipterygium diejenige, welche anfänglich allein als kleiner Auswuchs des Schultergürtels da ist (E. Ruge, 1902, S. 8 und H. Braus, 1904, S. 385, siehe diese Abhdl. Textfig. 14). Sie ist also die älteste Partie des Basipterygium, an welche sich alle andern erst später anschließen. Es ist deshalb im höchsten Grad wahrscheinlich, daß im Augenblick der Operation, in welchem der Embryo seinem äußeren Habitus und den Maßen nach dem späteren Fixierungsstadium viel näher stand, als dem in Fig. 5 Taf. IV abgebildeten (vgl. S. 256), wenigstens die ältesten Teile des Skelets, der Schultergürtel und der Beginn des Basipterygium, gebildet waren; denn der Embryo der Fig. 5 Taf. IV, repräsentiert das letzte Stadium, welchem distale Skeletanlagen noch fehlen. Das Verhalten des Basipterygium bei der operierten Flosse an der von der Incision *B* getroffenen Stelle würde also so zu erklären sein, daß die durchtrennten Teile der Skeletanlage sich wieder aneinanderlegten, sobald die Stücke der Flosse sich näherten, verschmolzen und schließlich miteinander glatt verheilten (vgl. S. 263).

Ein solcher Verheilungsprozeß ist höchstwahrscheinlich auch im Bereich der Incision *A* bereits im Gange. Wir sahen, daß die Incision anfangs weiter caudalwärts reichte, als jetzt der noch be-

Digitized by Google

stehende Einschnitt und die Epithellamelle im Innern der Flosse anzugeben scheint (Textfig. 7, vgl. auch S. 262). Da wo nun die Muskelstreifen noch getrennt sind (Streifen *1* und *2*, Textfig. 7), ist das Skeletgewebe einheitlich. Es könnte sein, daß die Skeletogenese lateral von dem Einschnitt *A* erst einsetzte, nachdem bereits die Verheilung des abgetrennten Flossenlappens an dieser Stelle erfolgt war. Dann hätte ja von vornherein eine Kontinuität zwischen den Anlagen der Radien *2* und *1* mit dem Basipterygium, die jetzt an der operierten Flosse besteht, zustande kommen können. Viel wahrscheinlicher aber ist es, daß die Verheilung der Incision an dieser Stelle langsamer, weil auf Umwegen und nicht per primam erfolgte (vgl. S. 263), und daß also die Radien *2* und *1* zunächst als separate Centren gebildet wurden und sich anfänglich so wie jetzt noch die Skeletstäbe *a*—*c* verhielten. Die Art, wie Radius *1* mit dem Basipterygium zusammenhängt, macht auch gar nicht den Eindruck, als ob hier die Skeletogenese schon gerade so lange im Gange wäre, wie im Radius selbst. Die Verbindung ist ganz dünn (Fig. 3 Taf. V) und auch histologisch aus ganz locker angeordneten Mesenchymzellen zusammengesetzt und somit noch indifferenter gebaut als der Radius selbst. Es ist also höchst wahrscheinlich, daß nicht nur die drei Radien *a*—*c* separat und unabhängig vom Basipterygium angelegt wurden, bei denen darüber kein Zweifel bestehen kann, sondern im ganzen fünf (*2*, *1*, *a*, *b*, *c*) und daß von diesen der Stab *2* bereits ganz mit dem Basipterygium verlötet ist, daß bei *1* auf die vorläufig partiell bestehende Verbindung bald eine komplette gefolgt wäre, und daß schließlich, wenn der Embryo lange genug gelebt hätte, auch den jetzt völlig separaten Radien die bei normalen Flossen von vornherein übliche Kontinuität mit dem Basipterygium nachträglich zuteil geworden wäre. Es ist also hier das Verhältnis scheinbar ganz umgekehrt wie bei normal sich entwickelnden Radien. Diese entstehen immer in Kontinuität mit dem Basipterygium und später als dieses, ein Entwicklungsbild, aus welchem geschlossen werden könnte, daß das Basipterygium das Material für die Radien aussendet und die unentbehrliche Matrix für dieselben sei. Hier jedoch bilden sich Radien wenigstens insofern frei vom Basipterygium, als sie basal und direkt von demselben unabhängig sind und erst nachträglich mit ihm verschmelzen. Ob sie aber nicht nach den Seitenkanten zu, also von der nicht operierten Partie der Flosse und von den hier bestehenden Radien her Material empfangen und also indirekt doch von dem Basipterygium Zufluß oder Einwirkungen

Digitized by Google

andrer Art erhalten, das läßt sich nach diesem Objekt nicht entscheiden, weil nach dieser Seite eine breite Verbindung zwischen dem Operationsgebiet und den unbehelligt gebliebenen Teilen der Brustflosse existiert. Es ist also abzuwarten, was uns über diesen Punkt das gerade umgekehrt (Textfig. 2) behandelte Objekt lehren wird, welches ich im folgenden Abschnitt beschreiben will. Denn bei ihm ist gerade die Brücke zerstört worden, welche hier besteht, und statt dessen besitzt es dort noch die normale Verbindung, wo hier eine Schranke (*A*) erzeugt ist.

Das topographische Verhalten der Muskeln zu den Skeletstäben in der operierten Flosse belehrt uns (Textfig. 7), daß die Radien *a* bis *c* unabhängig von sonst regelmäßig die entstehenden Radien dorsal und ventral flankierenden Muskelstreifen entstanden sind. Denn solche fehlen. Es ist allerdings die ventrale Muskelanlage *1'* ein wenig über Radius *a* hinübergelehnt, doch ist dem wohl kaum Bedeutung beizulegen. Wichtiger ist, daß die entsprechende dorsale Muskelanlage nicht aus einem, sondern aus drei epithelial gebauten Häufchen besteht. Diese erstrecken sich aber nicht über den Stab *a* cranialwärts hinaus. Die Radien *b* und *c* sind also sicher völlig ohne die übliche Muskelbedeckung entstanden. Bei Radius *a* fehlt auch die ventrale Muskelanlage *a*, während es bei der dorsalen zweifelhaft sein kann, ob sie vorhanden ist oder nicht. Die Lage der drei epithelialen Häufchen in der dorsalen Muskellage oberhalb der Radien *1* und *a* spricht mehr dafür, daß der Operationsschnitt hier von der Muskelanlage *1* zwei kleine Partikelchen losgetrennt hat und daß diese für sich erhalten geblieben sind, als daß es sich um ein Stück des Muskelstreifens *a* handele. Ich glaube deshalb, daß auch Radius *a* ganz unabhängig von den beiden normaliter mit ihm korrespondierenden Muskelstreifen *a* gebildet worden ist. Strikte bewiesen ist es für Skeletstab *b* und *c*.

Dadurch, daß der lateral von der Hauptincision *A* liegende Lappen perspektivisch in der Zeichnung Taf. V Fig. 1, 3 verkürzt ist, sehen die Radienanlagen *1*—*c* schmaler aus als sie in Wirklichkeit sind. Sie sind aber in der Tat, wenn auch nicht so beträchtlich wie es nach der Figur den Anschein hat, schmaler als die entsprechenden der normalen Flosse und namentlich etwas enger zusammengedrängt als diese. Ich führe dies auf den örtlichen Platzmangel zurück; denn die noch bestehende Durchtrennung der Flosse beeinträchtigt den Platz am stärksten, welcher in der Norm den cranialsten Radien zukommt. Das Skeletcentrum *c* ist schon lateral-

Digitized by Google

wärts verschoben, und falls *d* noch aufgetreten wäre, so wäre für dieses nur noch weiter von dem üblichen Ort entfernt Raum vorhanden gewesen. Das Wesentliche jedoch ist in der operierten Flosse vorhanden, daß nämlich die Radienanlagen in einer Reihe wie Stäbe eines Stackets ausgerichtet sind.

b. Resultat der senkrecht zur Flossenbasis (nach dem Schema der Textfig. 2) vorgenommenen Zerschneidung.

Das Objekt, auf welches ich mich hier stütze, ist ein Embryo von *Scyllium canicula* (Journal A_3^{04}). Ich habe leider bei der Operation eine Messung und Zählung der Kiemenfäden nicht vorgenommen. In meinen Notizen ist nur angegeben, daß lange Kiemenfäden vorhanden, und daß die Brust- und Bauchflossenanlage durch wohlbegrenzte Lappen vertreten waren. Der Embryo wurde durch Injektion von Chloroformwasser betäubt und die Operation durch eingeführte Elektroden auf elektrolytischem Weg vorgenommen. Da dazu keine Ausschneidung eines inneren Fensters (*b* Textfig. 3 und 4) nötig ist, vielmehr kleine Schlitzchen genügen, welche gerade die Elektroden hindurch und im übrigen die innere Lage der Schale intakt lassen, und ich damals noch nicht wagte, den Embryo aus einem Fenster herauszuzerren und der Beobachtung frei zugängig zu machen, schließlich auch die Chloroformierung wegen der drohenden Störungen des Kreislaufes nicht bis zur tiefen Narkose getrieben werden darf und deshalb die noch vorhandenen Bewegungen des Tieres hinderlich sind, so wird es für denjenigen, der die Lebhaftigkeit und Durchsichtigkeit lebender Selachierembryonen aus eigner Beobachtung kennt, nicht wundernehmen, daß diese Notizen so dürftig ausfielen. Die Elektroden wurden so aufgesetzt, daß die eine auf der dorsalen, die andre auf der korrespondierenden Stelle der ventralen Flossenfläche ruhte, und dann in dieser Lage aufeinander zugedrängt. Die Flosse wurde auf diese Weise in einer Linie senkrecht zu ihrer Basis zerstört, wie wenn ein schneidendes Instrument in dieser Richtung eingewirkt hätte. Die genauere Lokalisation der Zerstörung ließ sich später aus dem Befund am fixierten Embryo noch ablesen. Es drang bei der Operation die Spitze der auf die ventrale Fläche aufgesetzten Elektrode etwas in das Gewebe der Flosse ein, und da es der stärker wirkende negative Pol war, so entstanden im Moment des Schließens der Stromkette Gasblasen innerhalb der Flosse an dieser Stelle. Der Strom wurde von zwei Daniell-Elementen, welche hintereinander geschaltet waren, geliefert

Digitized by Google

und wirkte sofort in der vollen Kraft ein. Diese betrug nicht ganz $^1/_5$ Milliampère und wirkte während einiger Sekunden. Bei Beendigung der Operation war die Zirkulation sehr verlangsamt und stockte manchmal ganz. Der Embryo war völlig bewegungslos. Doch traten nach einer halben Stunde im gut durchlüfteten Seewasser bereits Bewegungen desselben ein. Diese hielten während der folgenden Tage an. Aus dem Protokoll ist allgemein zu erwähnen, daß der Embryo stets einen gesunden Eindruck machte. Am ersten Tag nach der Operation notierte ich: »In linker Brustflosse ein großes Loch und daneben ein kleineres. In dieser Gegend hat äußerer Kontur eine Einziehung.« Das »große Loch« entsprach der Stelle, wo bei der Operation Gasblasen sichtbar waren, und lag mehr nach der Basis der Flosse zu als die Einkerbung. Am folgenden Tag notierte ich: »Linke Brustflosse mit Einschnitt, Löcher verschwunden.« Am achten Tag nach der Operation sah ich durch die Schale hindurch, daß die cranial vor dem Einschnitt befindliche Partie der operierten Flosse die normale Horizontalstellung beibehalten hatte, daß dagegen die caudale vertikal gestellt und zwar ventralwärts umgelegt war. Diese Stellung blieb während des ganzen Tages konstant. Am Abend Eröffnung der Schale und Fixierung des Embryo in Narkose. Die beschriebene Stellung der Flossenteile war nicht veränderlich (Fig. 1, 3 Taf. IV).

Der Embryo wurde in eine Horizontalserie zerlegt, und aus dieser durch graphische Rekonstruktion nach KASTSCHENKO eine Darstellung der Skelete der normalen und operierten Brustflosse (Fig. 3, 4 Taf. VI) sowie eine Wiedergabe der Oberfläche der ventralen Muskulatur (Fig. 1, 2 Taf. VI) und der Topik des Skelets und der Muskeln in beiden Flossen (Textfig. 9 und 10) gewonnen.

Dadurch daß die beiden Lappen, in welche die Flosse bei der Operation zerteilt wurde, nicht in derselben Ebene verblieben, ist eine Heilung des Defektes in diesem Fall unmöglich gewesen. Wie weit derselbe allerdings basalwärts ursprünglich vordrang und ob nicht innerhalb des Basipterygium ein Ausgleich der Verletzung eingesetzt hat, entzieht sich der Beurteilung. Der craniale Extremitätenabschnitt wurde keinesfalls durch Muskelkontraktion in diese Stellung gebracht und in ihr festgehalten, da gerade auf dieser Seite die Muskeln schwach entwickelt sind und außerdem die Stellung eine fixierte war. Eher ist daran zu denken, daß die Ausheilung der Wundränder eine solche Verkrümmung veranlaßte, weil der Defekt ventral größer ist als dorsal und, wie ich noch an der

Digitized by Google

Muskulatur zeigen werde, gerade in dem caudalen Lappen besonders groß gewesen sein muß. Die Photographie Fig. 1 Taf. IV zeigt die operierte Flosse von der Seite, so daß der horizontal stehende craniale Flossenabschnitt in perspektivischer Verkürzung gesehen ist, während Fig. 1 Taf. VI gerade umgekehrt den caudalen Abschnitt

Fig. 9. Fig. 10.

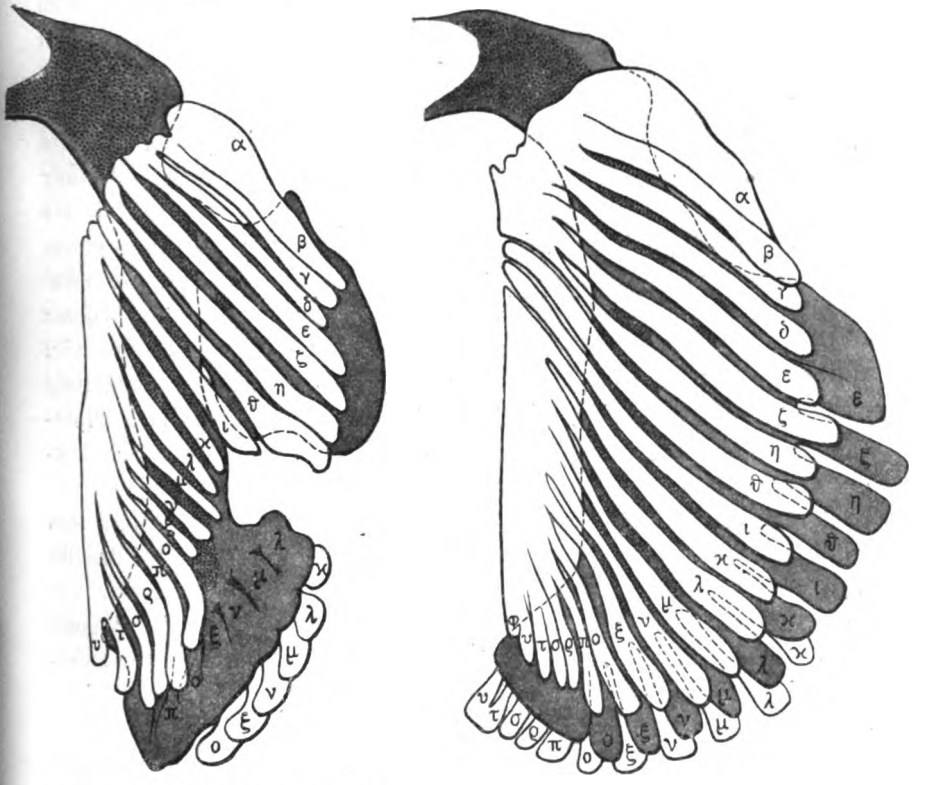


Fig. 9. Ventrale Muskelanlagen (hell) und Skeletanlagen (dunkel) der operierten Brustflosse, *Scyllium* (vgl. Taf. VI Fig. 1, 3 *a*), in ihrer natürlichen Lage. Originalrekonstruktion in demselben Größenverhältnis wie die Tafelfiguren.

Fig. 10. Normale Brustflosse, *Scyllium*, entsprechend der operierten in Textfig. 9 dargestellt (vgl. Taf. VI Fig. 2, 4), jedoch spiegelbildlich.

in dieser Verkürzung zeigt, weil hier der Embryo auf dem Rücken liegend gedacht sein soll.

Bei der normalen Flosse liegt natürlich die ganze Ausbreitung in derselben Ebene und ist in der Ventralansicht voll zu überschauen (Fig. 2 Taf. VI).

Digitized by Google

Das Skelet beider Flossen besteht aus dem Schultergürtel, dem mit ihm kontinuierlich zusammenhängenden Basipterygium und den diesen aufsitzenden Radien. Letztere sind bei der operierten Flosse nur in dem caudalen Teil des Basipterygium entwickelt und deshalb in der Hauptfigur in der Verkürzung zu sehen. Ich habe diese ganze Partie des Skelets plastisch in Wachs modelliert und in Fig. 3 *b* von der Fläche abgebildet. Es sind sieben Skeletstäbe entwickelt (λ—ϱ)[1]. Über die Beziehung derselben zum Basipterygium erhalten wir schon aus dem histologischen Verhalten des Skeletgewebes einigen Aufschluß.

Die Skeletogenese ist bei beiden Flossen bereits in das Knorpelstadium eingetreten und zwar ist hyaline Grundsubstanz an drei Stellen vorhanden. Einmal ist der Schultergürtel in Verknorpelung begriffen und infolgedessen sieht man die Stelle, wo später das Schultergelenk gebildet werden soll. Dasselbe wird von einem zapfenförmig vorspringenden Stück des Schultergürtels *G*, der »Anfügestelle« nach GEGENBAUR (1865, Taf. IV Fig. 7), getragen. Dieser Vorsprung ist bei Embryonen von *Scyllium*, wie es scheint viel größer als beim erwachsenen Tier, wenigstens nach der Abbildung GEGENBAURS zu urteilen. Zweitens sind Knorpelcentren im Basipterygium vorhanden, welche ebenfalls die Stelle des späteren Schultergelenks begrenzen und von denen das größere im basalen Teil des Basipterygium terminalwärts zieht. Letzteres ist die Anlage des Basale metapterygii, welches bei *Scyllium* von den drei Basalia (B. metapterygii, mesopterygii und propterygii) zuerst auftritt, wie BALFOUR (1881 A) fand, und welches ich primäres Basale genannt habe (1904 B, S. 213). Das kleine Centrum, welches eben erst entstanden sein kann, ist die Anlage des Basale mesopterygii, eines der sekundären Basalia.

Alle übrigen Bestandteile des Skeletes bestehen aus Vorknorpel oder (an den Enden der Radien und dem cranialen und namentlich caudalen Rande der Skeletplatte) aus Vorstufen des Vorknorpels,

[1] Die Radien sind mit griechischen Buchstaben bezeichnet, um nichts zu präjudizieren. Denn eine genetische Bezeichnung wie in Fig. 4 Taf. V war hier vorderhand nicht möglich, weil mir kein Stadium zu Gesicht kam, in welchem nur ein Radius frei herausdifferenziert war. Über die Identität der in Fig. 3 und 4 Taf. VI mit gleichen Buchstaben bezeichneten Teile wird erst ein Urteil möglich sein, wenn wir die Beziehung der Radien zu den Muskeln und diejenigen letzterer untereinander bei der normalen und operierten Extremität betrachten werden.

Digitized by Google

bei welchen die Zellen schon so dicht zusammenliegen, daß diese Stellen sich zwischen der helleren Umgebung des übrigen Mesoderms eben abgrenzen lassen, ohne daß sie schon das typische kompakte Gefüge fertigen Vorknorpels zeigen.

In der normalen Brustflosse (Fig. 4 Taf. VI) sitzen dem primären Basale die sieben Radien *ι—ο* auf. Die übrigen Radien fallen also in das Bereich der Basalia meso- und propterygii. Es sind drei bereits isolierte Radien *ϑ—ζ* und ein vierter eben in Anlage begriffener *ε*. Balfour (1881, S. 667) fand dasselbe in einem etwas älteren Stadium, in welchem bereits die Radien teilweise von den Basalia losgelöst, die sekundären Basalia aber noch nicht gesondert waren; denn er sagt: »it bears in my specimen of this age four fin-rays at its extremity, the anterior not being well marked«.

Vergleicht man hiermit die operierte Flosse, so sind die dort gebildeten sieben Radien zweifellos solche des primären Basale (B. metapterygii). Es wäre möglich, daß dieselben mit den sieben Radien der normalen Flosse identisch wären; nach der Topik zu den Muskeln, auf welche ich bei der Besprechung letzterer eingehen werde, ist es jedoch wahrscheinlicher, daß die Radien den normalen Skeletstäben *ι—ϱ* entsprechen und deshalb wurden sie in der Zeichnung mit diesen Buchstaben bezeichnet. Von diesen sind in der normalen Brustflosse Fig. 4 Taf. VI *π* und *ϱ* noch nicht sichtbar. Sie entstehen etwas später, denn im ganzen gehören in der ausgebildeten Flosse elf Radien zum Metapterygium (Gegenbaur, 1865, Taf. IX Fig. 8). Es wären also in der operierten Flosse am caudalen Ende noch zwei weitere Radien als schon angelegt sind, in der nicht operierten noch vier weitere zu erwarten gewesen. Jedenfalls ist die operierte Flosse gegenüber der normalen nicht zurückgeblieben, eher ihr in der Bildung von Radien voran. Auch die Bildung hyaliner Grundsubstanz hat mit der in der normalen Flosse Schritt gehalten.

Dazu steht in scharfem Gegensatz, daß die vier Radien der sekundären Basalia fehlen. Es kann also hier kein allgemeines Zurückbleiben der Flossenentwicklung im ganzen die Schuld sein. Auch ist dies dadurch widerlegt, daß nicht etwa das Skelet an der Stelle, wo die Radien zu erwarten wären, fehlt. Sondern Textfig. 9 zeigt aufs deutlichste, daß die Vorknorpelplatte fast gerade so weit lateral ausgewachsen ist, wie in der normalen Flosse die Radienenden reichen (Textfig. 10). An Stelle der erwarteten Skeletstäbe, welche topographisch zu den sekundären Basalia gehören,

Digitized by Google

finden wir in der operierten Flosse eine ungegliederte kompakte Vorknorpelplatte (*P*, Fig. 3 *a* Taf. VI).

Dieser Befund beweist, daß die Bildung der Radien aus in loco situiertem Material erfolgt, aber abhängig ist von der Beziehung desselben zu caudal von der Incision situierten Entwicklungsfaktoren. Denn in diesem Experiment ist der Zusammenhang mit dem Basipterygium belassen und trotzdem keine Radienbildung erfolgt, während das erst geschilderte Experiment (Fig. 3 Taf. V) die Verbindung mit dem Basipterygium zerstörte, aber diejenige mit den caudalwärts befindlichen Teilen der Flossenanlage beließ.

Man könnte sich die Abhängigkeit der Radienbildung im Territorium des Meso- und Propterygium nach dem Befund der Fig. 3 Taf. VI entweder so vorstellen, daß das Material für diese Radien von dem Metapterygium geliefert wird und nun durch den Operationsschnitt senkrecht zur Basis der Flosse gehindert wäre, nach der Bildungsstelle für jene Radien abzufließen. Oder aber man kann sich das Verhältnis so denken, daß das Material für die Radien der sekundären Basalia gerade so in loco gebildet wird wie dasjenige für die Radien des primären Basale, daß jedoch ein Impuls unbekannter Art, welcher von dem letzteren ausgehen muß, nötig ist, um dieses Material zur Bildung von Verdichtungscentren, dem Beginn der Radienbildung, zu veranlassen. Die letztere von diesen beiden Annahmen kann nach dem in Fig. 3 Taf. VI abgebildeten Präparat allein richtig sein. Dies sei hier näher begründet.

Schon Balfour und E. Ruge haben die Frage ventiliert, ob das Extremitätenskelet bei Haien durch Wachstum von einem Punkt her aus sich heraus oder durch Angliederung neuen Materials an das bereits gebildete entsteht. E. Ruge (1902, S. 5) sagt darüber bei Besprechung des Wachstums des Schultergürtels: »ob ‚vermöge einer Differenzierung der Mesoblastzellen in situ', wie Balfour (Vetter, S. 536) meint, oder durch eifriges mitotisches Propagieren der Blastemverdichtungsränder, lasse ich dahingestellt«, und an andrer Stelle (l. c., S. 9), als es sich um das Wachstum des Skelets in der freien Flosse handelt: »Die schon oben offen gelassene Frage, wie dieses Wachstum vor sich gehe, ob eine fortschreitende ‚Differenzierung der Mesoblastzellen in situ', wie es Balfour für den Schultergürtel angibt, oder ob ein Vordringen durch sich neu bildende, aus den schon vorhandenen Skeletzellen hervorgehende, an diese sich gleichmäßig

Digitized by Google

ansetzende Zellgenerationen statthat, wage ich nicht zu entscheiden. Die an der Wachstumsgrenze so viel häufigeren Mitosen möchte ich weder für die eine noch für die andre Anschauungsmöglichkeit ins Feld führen.«

Zu dieser vorsichtigen Fassung kamen RUGE und ich, weil die (allerdings zahlreichen) Kernteilungsfiguren nicht immer so situiert sind, daß sie mit Sicherheit den Teilen zugerechnet werden können, welche schon Vorstufen des Vorknorpels sind. Teilen sich aber auch solche Zellen, welche noch nicht als Skeletoblasten erkennbar sind, so ist natürlich mit den Mitosen für diese Frage nicht viel anzufangen. Denn es ist dann wieder unentschieden, ob das skeletogene Material aus sich heraus wächst und sich in fremde Bezirke vorschiebt, oder ob es Succurs von indifferent aussehenden Zellen erhält, welche von den neuentstehenden Skeletteilen eingenommene Stellen bereits vorher besetzt hielten. Natürlich gilt dies nur für unsern Spezialfall. Sind die Grenzen eines Gewebes scharf genug und die Mitosen sicher zu lokalisieren, so bilden sie ja in der Tat ein vortreffliches Mittel, unter Umständen Wachstumscentren rein mikroskopisch zu erkennen (vgl. SCHAPER-COHEN, 05).

Das Resultat des Experiments an der hier beschriebenen *Scyllium*-Flosse ermöglicht nun eine exakte Entscheidung dieser Frage, wenigstens für einen bestimmten Teil des Skelets der Selachierflosse. Würde von den Teilen der Flosse aus, welche caudal von der Incision liegen, Material für die Radien der sekundären Basalia gestellt, so könnte sich jenseits des Operationsschnittes keine Skeletplatte gebildet haben, wie sie tatsächlich in Fig. 3 *a* Taf. VI die zu erwartenden Radien vertritt. Es ist also die Potenz der Materialbildung an der Stelle, wo die Skeletstäbe aufzutreten pflegen, vorhanden. Das wird weiterhin durch das Resultat des andern Experiments erläutert, in welchem dasselbe Stück der Flosse bei *Pristiurus* durch einen zur Basis parallelen Schnitt vom Basipterygium isoliert wurde (vgl. S. 269). Es kommt also auf den Anstoß an, welcher erst die Potenz in Aktion setzt. Durch den Schnitt der Fig. 1 Taf. VI ist derselbe aufgehoben, durch den Schnitt der Fig. 1 Taf. V ist derselbe nicht verhindert worden. Der Impuls muß also von Teilen ausgehen, welche caudal von der senkrecht zur Flossenbasis geführten Zerstörungslinie in Fig. 1 Taf. VI liegen. Von den Anlagen der Flossen in diesem Bezirk kommt aber nur das Skelet, also in erster Reihe die Radien des Metapterygium, in Betracht. Denn die Muskulatur ist nach dem Ergebnis des früher mitgeteilten

Digitized by Google

Experiments unbeteiligt. Von andern Bestandteilen der Flosse (Gefäßen, Nerven) ist ein Einfluß auf die Skeletbildung nicht anzunehmen.

Es geht aus den Untersuchungen von E. RUGE (1902) an der Brustflosse von *Spinax*-Embryonen hervor, daß diejenigen Radien, welche zuerst differenziert werden, zu den Skeletstäben des primären Basale (Metapterygium) gehören und zwar die cranialen Radien desselben darstellen. Ich habe dies bei den weiter unten reproduzierten Zeichnungen RUGES dadurch deutlicher gemacht, daß ich in das betreffende Stadium die spätere Grenze zwischen Basale metapterygii und Basale mesopterygii hinein punktierte (Textfig. 15 und 16 Linie *G*, vgl. auch BRAUS, 1904 B, Fig. 203 *d*, S. 213). Auch bei der Verknorpelung treten in diesen Radien die ersten Knorpelcentren auf (Textfig. 16 *b*).

Bei *Pristiurus* entspricht die Stelle, an welcher sich der erste völlig frei gelegte Radius befindet (Skeletstab 1, Fig. 4 Taf. V, vgl. S. 264), ebenfalls der cranialen Partie des später erst different werdenden Basale metapterygii.

Da nun sowohl caudalwärts wie cranialwärts von diesen zuerst auftretenden Radien Skeletstäbe neu auftauchen, so handelt es sich hier offenbar nicht um eine Succession, bei welcher ebensogut die Reihenfolge vertauscht werden könnte, so wie es gelang, in dem Objekt der Fig. 3 Taf. V statt des bei Selachiern häufigen Aussprossens von Radien aus dem Basipterygium eine Angliederung an dasselbe hervorzurufen. Es liegt vielmehr dieser Folge eine innere Ursächlichkeit zugrunde der Art, daß die zuerst entstandenen Radien die folgenden, diese wieder neue und sofort bedingen. Da in Fig. 3 *a*, *b* Taf. VI die Radien des primären Basale gebildet sind, diejenigen der sekundären Basalia aber völlig fehlen, so liegt die Annahme am nächsten, daß die Radienbildung kurz nach der Operation ungestört einsetzen konnte oder daß dieselbe zur Zeit der Operation im ersten Stadium der Differenzierung begriffen war und somit die cranial liegenden Skeletstäbe des Basale metapterygii bereits mehr oder minder deutlich angelegt waren. Trennte nun die zerstörende Einwirkung der Elektrolyse den Ort, wo die Radien zuerst auftauchen, von der Partie, welche als cranialer Lappen isoliert wurde, völlig ab oder traf sie die bereits gebildeten Radien so, daß nur in dem Lappen caudal von der Defektstelle schon gebildetes Radienmaterial übrig blieb, daß jedoch der Lappen cranial von derselben nichts davon enthielt, so konnte die weitere Entstehung von Skeletstäben

Digitized by Google

in dem caudalen Lappen in Gang erhalten bleiben, während sie in dem cranialen erlöschen mußte.

Es wäre deshalb interessant, zu wissen, ob bereits zur Zeit der Operation Radien gebildet waren. Daß anderseits keine Radienanlagen in dem Bezirk des durch die Operation isolierten cranialen Lappens vorhanden waren, geht daraus hervor, daß keine Skelettäbe in demselben entwickelt wurden (S. 259). Gewisse Erscheinungen an der Muskulatur der operierten Flosse werden uns positiven Aufschluß darüber geben, in welchem Stadium sich die Skeletanlage befand, als der Eingriff stattfand.

Auch bedarf es eines genaueren Studiums der Muskulatur der operierten Flosse, um ein zweites Resultat zu präzisieren, welches aus dem Befund am Skelet (Fig. 3 Taf. VI) abzuleiten ist, daß nämlich die Radienbildung **nur** von dem Verhalten des skeletogenen Materials und **nicht** von den Muskelanlagen ausgelöst werden kann.

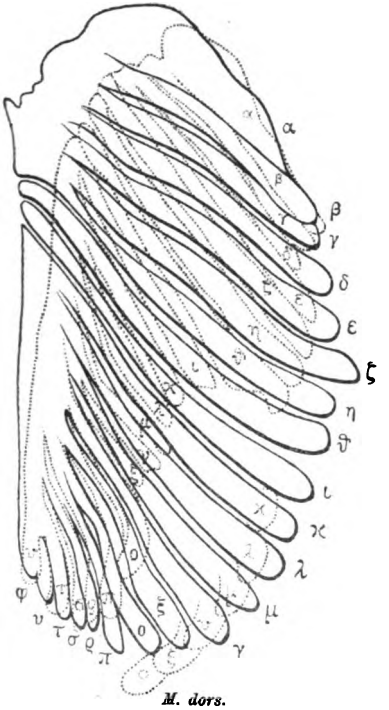
Vergleichen wir die Muskelanlagen der operierten Flosse mit denjenigen der normalen (Fig. 1 und 2 Taf. VI), so zeigt sich, daß die Zahl der Muskelstreifen bei beiden nahezu dieselbe ist und daß auch von der Muskulatur die gleiche Entwicklungsstufe im histologischen und topographischen Verhalten erreicht wurde. Mit Ausnahme der epithelialen Endkolben ist die Umwandlung der Zellen in embryonale Muskelfasern ziemlich weit fortgeschritten. Außerdem sind die Musculi radiales mit ihren basalen Enden in Connex; aber an einzelnen Stellen macht sich an der operierten wie an der normalen Flosse bereits bemerkbar, daß die Verbindungen der Muskelstreifen wieder gelöst sind (ϑ Fig. 2, ϑ, η usw. Fig. 3) und daß die Musculi radiales selbständige Individuen darstellen, wie dies auch in der fertigen Selachierflosse bei manchen der Fall bleibt (Braus, 1900, S. 181). Denselben Prozeß der nachträglichen Auflösung der Muskelanastomosen fand ich bei *Spinax niger* in entsprechenden Entwicklungsstadien (1899, S. 541).

Die Zahl der Muskelstreifen in der operierten Flosse ist an sich unwesentlich; denn geringe Differenzen im Tempo der Entwicklung können zur Folge haben, daß ein oder zwei Musculi radiales mehr oder weniger in ihr als in der normalen Flosse vorhanden sind. Das Wichtigere ist, die bestehenden Muskelstreifen mit denjenigen der normalen Flosse zu identifizieren und zu bestimmen, welche von den hier existierenden bestehen und welche etwa fehlen oder andersartig gebildet sind. Ich bin wieder in der Weise vorgegangen, daß ich die Brustflossenskelete beider Flossen aufeinanderpauste und dabei

Digitized by Google

von der Stellung des Nervenloches im Schultergürtel (Hauptkanal) ausging, welches eine konstante Lage bei allen Selachiern einnimmt (Braus, 1898, 1904 B, S. 205 und 214, und E. Ruge, 1902, S. 10 Anm. 1). Da das topische Verhältnis der ventralen und dorsalen Muskellage zum Skelet bei der Rekonstruktion genau festgestellt wurde (Textfig. 9 und 10), so ließen sich, nachdem einmal die Skelete in identische Lage gebracht waren, auch die entsprechenden Muskeln aufeinander pausen. Dies ist in Textfig. 11 mit den Konturen der ventralen Muskulatur beider Flossen geschehen; die Figur ist also ein Pendant zu Textfig. 6 (S. 258). Wie bei dieser ist auch in Textfig. 11 die Muskulatur der normalen Flosse mit ausgezogenen Linien, diejenige der operierten Extremität mit Punktreihen konturiert. Die verschiedene Achsenstellung der Muskelstreifen beider Flossen zueinander in dieser Kombinationszeichnung rührt daher, daß beide Flossen in nicht genau derselben Stellung graphisch rekonstruiert wurden, wie aus der Oberflächenbetrachtung derselben in Fig. 1, 2 Taf. VI hervorgeht; dieser Übelstand wird in diesem Fall gegenüber Textfig. 6 noch vergrößert, weil die operierte Flosse wieder in sich verschieden gerichtet ist, da der eine Lappen horizontal und der andre vertikal steht. Ich habe, um die Lageverhältnisse deutlicher hervortreten zu lassen, in Textfig. 11 noch die dorsalen Muskeln mit ihren Enden aus dem caudalen Stück der operierten Flosse hineinpunktiert (Reihe *M. dors.* o—$\varkappa$).

Fig. 11.



Ventrale Muskulatur der normalen Flosse mit ausgezogenen, Muskulatur der operierten Flosse mit punktierten Konturen. *Scyllium*. Im übrigen siehe Erklärung im Text. Größenverhältnis dasselbe wie bei den Tafelfiguren. Kombinationsschema.

Das für uns Wesentliche ist aber doch aus der Zusammenstellung in Textfig. 11 zu entnehmen. Einmal geht aus derselben evident hervor, daß die cranio-caudale Gesamtausdehnung der Muskulatur

Digitized by Google

bei der operierten Flosse annähernd dieselbe ist wie bei der normalen, und daß die Lage des cranialen und caudalen Endes der Gesamtanlage zum Skelet bei beiden identisch ist. Sonst könnte der allgemeine Kontur beider Muskellagen nicht so gut übereinstimmen, wie es tatsächlich der Fall ist. Denn die Muskelkonturen sind ja, wie oben beschrieben wurde, nicht direkt aufeinander gepaßt worden, sondern von selbst aufeinander geraten, als ich die Skelete aufeinanderpauste.

Um die einzelnen Muskelstreifen miteinander identifizieren zu können, ist es wichtig, da, wo die ventralen Muskeln der operierten Flosse ι—ξ innerhalb des defekten Bezirks kürzer sind als die normalen Muskeln an entsprechender Stelle, auf die lateralen Enden der dorsalen Muskeln (*M.dors.* Textfig. 11) mit zu achten, weil bei diesen kein so ausgedehnter Defekt innerhalb der operierten Flosse besteht. Wenn man von den Stellen ausgeht, wo die lateralen Enden der Streifen ganz oder nahezu zusammentreffen (β, γ, δ, ε hüben und $\varkappa$, λ, μ, ν, π, ϱ, σ, τ drüben von der Operationsstelle), so ergibt sich, daß, so wie die Gesamtlänge beider Flossen übereinstimmt, auch die einzelnen Fascikel selbst miteinander direkt verglichen werden können, wie dies in den Figuren durch die entsprechende Bezeichnung mit griechischen Buchstaben zum Ausdruck gebracht ist. Dabei sind in der operierten Flosse höchstwahrscheinlich α und β noch nicht getrennt. Auch der Topik zum Skelet entsprechend (vgl. Textfig. 9 und 10) kann die betreffende Anlage in der operierten Flosse nicht etwa α der normalen Flosse entsprechen (was eine Umbenennung aller folgenden Musculi radiales der operierten Flosse zur Folge hätte). Denn α liegt in der normalen Flosse (Textfig. 10) völlig außerhalb des Rayons der Skeletanlage. Folglich kann der cranialste Muskelbezirk der operierten Flosse, welcher ziemlich stark in das Gebiet der Skeletanlage hineinragt, wenigstens nicht in diesem Teil mit α identifiziert werden. Entweder fehlt also α in der operierten Flosse noch ganz (wie auch in der operierten Flosse Textfig. 6 S. 258 die cranialsten Muskelanlagen e—g partiell ausgeblieben sind), oder es ist, was mir wahrscheinlicher ist, nur noch nicht aus dem betreffenden Stück gesondert. Ich bezeichne dasselbe deshalb mit $\alpha + \beta$.

Nach diesen Feststellungen ist es erst möglich, zu sagen, welche Muskelstreifen in der operierten Flosse in nächster Nachbarschaft zu der ungegliederten Skeletanlage PP' des cranialen Flossenlappens gefunden werden. Es sind die Musculi radiales β—ϑ (Textfig. 9); ι kommt schon nicht mehr in Betracht, da hier die Skeletplatte bereits

Digitized by Google

in den Defekt fällt. Aus Textfig. 10 geht hervor, daß von diesen Muskelstreifen ζ—ϑ zu den drei völlig frei modellierten Skeletstäben des Meso- und Propterygium gehören, ε ferner zu dem in Anlage befindlichen vierten Radius dieses Bezirks (vgl. S. 277). Die Muskelstreifen ε—ϑ hätten also in der ihnen topographisch entsprechenden Skeletplatte der operierten Flosse eine Verdichtung des Materials zu separaten Radienanlagen hervorrufen müssen, wenn sie dazu imstande wären. Man kann vielleicht einwenden, daß ϑ der Operationsstelle zu nahe liegt und daß dadurch eine Radienbildung unterblieben sei. Bei ε, ζ und η ist aber ein solcher Einwand unmöglich. Da ihnen keine Radien in der Skeletanlage entsprechen und im übrigen die Entwicklungsstufe des Skelets und der Muskulatur bei der operierten und nichtoperierten Flosse des Embryos die gleiche ist (S. 277 und 283), so ist für diese drei Radienanlagen nachgewiesen, daß sie lediglich des Anstoßes von Faktoren jenseits des operativen Defektes bedürfen, um in die Erscheinung zu treten, daß sie jedoch nicht durch ihnen lokal entsprechende Muskelanlagen »hervorgerufen« werden können. So ergänzt dieses Resultat das im vorigen Abschnitt gewonnene: dort ergab das Experiment positiv, daß Skeletstäbe auch ohne das Vorhandensein normal zugehöriger Muskelanlagen zur Differenzierung imstande sind, hier gelang der negative Nachweis, daß identische Muskelanlagen wie dort nicht die Bildung der normal zugehörigen Skeletstäbe hervorzurufen vermögen.

Der wahre Anstoß zur Bildung dieser Skeletstäbe geht vielmehr, wie bereits oben (S. 278) hervorgehoben wurde, von Faktoren caudal vom Operationsdefekt aus. Daß dies nicht eine Einwirkung von Weichteilanlagen sein kann, ist jetzt um so sicherer, da selbst die benachbarten keinen Einfluß auf die Skeletogenese besitzen. Es muß also der Zustand des Skelets selbst es sein, von welchem dieser Anstoß ausgeht. Die Entwicklungsstufe des Skelets zur Zeit des Eingriffs zu bestimmen, wäre deshalb sehr wünschenswert. Es kommt uns dazu ein zufälliger Nebenumstand der Operation zu statten, welcher an der operierten Flosse seine Spuren hinterlassen hat. Die ventrale Muskulatur hat nämlich an derselben einen besonders großen Defekt auch an der Stelle, wo der Extremitätenlappen jetzt intakt und das Skelet normal gebildet ist. Die Muskelstreifen ι—ξ sind gegenüber ihren nächsten Nachbarn stark verkürzt (Fig. 1 Taf. VI) und unter diesen liegen μ, ν und ξ so, daß sie gut ausgebildeten

Digitized by Google

Skeletteilen entsprechen (Textfig. 9). Es liegt also im jetzigen Zustand der Flosse selbst keine Veranlassung vor, daß dieselben im Wachstum etwa hinter *o*, *π* usf. zurückgeblieben sind. Es wurde jedoch während der Operation beobachtet, daß Gasblasen innerhalb des Gewebes der Flosse auf deren ventraler Seite unter der Wirkung der hier eingedrungenen negativen Elektrode auftraten, und eine Folge dieser energischen Einwirkung war ein Loch, welches ich am Tage nach der Operation beobachtete, welches aber am zweiten Tage nach dieser bereits äußerlich nicht mehr zu bemerken war (S. 274). Ein Rest dieser ausgiebigen Zerstörung der ventralen Flossenseite ist sicher der Defekt in der Muskulatur, der in einem halbkreisförmigen Ausschnitt aus dem lateralen Ende der Muskelanlagen besteht und von *ϑ*—*ξ* reicht. Das kleinere Loch, welches das Protokoll erwähnt, wird weiter basal gelegen haben, da wo die Skeletanlage bis an das primäre Knorpelcentrum des Basipterygium heran gespalten ist. Es hat keine Spuren an den Muskeln hinterlassen.

Der Effekt der Operation ist so zu verstehen, daß durch dieselbe die lateralen Teile der Muskelanlagen, also die »kolbenförmigen Bildungsorgane« (S. 258), zerstört wurden. Die Muskelstreifen *o*, *π* und folgende besitzen jetzt noch dieses Organ und verdanken ihm ihre Größe. Die Muskelstreifen *ι*—*ξ* besitzen an ihren Enden dagegen keine radiär angeordneten epithelialen Zellreihen, wie die übrigen, und besonders sind die Enden der Streifen *μ*, *ν* und *ξ* schmächtig und arm an indifferenten Zellen. Es geht aber auch aus dem Experiment an der *Pristiurus*-Flosse der Fig. 1 Taf. V hervor, daß zwar die vom Hauptschnitt *A* abgetrennten Enden der Muskelanlage *1* und *2* (*1'* und *2'*) so weit auszuwachsen vermochten wie die intakt gebliebenen Streifen *3*, *4* usf., daß dagegen die durch den Nebeneinschnitt *B* voneinander getrennten Teile der Musculi radiales *2*—*d* sich nicht weiter ausdehnten. Sie näherten sich nicht einmal so weit, daß sie einander wieder erreichten, obgleich doch die Wunde im allgemeinen ausgeheilt und das Skelet wieder einheitlich geworden ist (Textfig. 7). Die Stücke *1'* und *2'* besitzen eben das »kolbenförmige Bildungsorgan« und können infolgedessen in unverändertem Tempo auswachsen; die proximalen Stücke entbehren desselben und bleiben deshalb im Wachstum zurück. So ist es erklärt, warum in Fig. 1 Taf. VI die Muskelstreifen *μ*, *ν* und *ξ* kleiner als die caudalwärts folgenden Nachbarn geblieben sind, obgleich das Loch an dieser Stelle sofort ausheilte und dadurch Raum genug für ihre Weiterentwicklung geschaffen war. Das Skelet hat

Digitized by Google

ja auch in der Tat diesen Raum größtenteils ausgenutzt. Zugleich sehen wir hier durch das Experiment bewiesen, daß die aus dem histologischen Aufbau erschlossene Anschauung, welche das Wachstum der Muskeln wesentlich in das »kolbenförmige Bildungsorgan« verlegt, das Richtige getroffen hat.

Diese Feststellungen waren nötig, um zu erkennen, in welchem Stadium die Muskulatur der operierten *Scyllium*-Flosse zur Zeit, als der operative Eingriff erfolgte, sich befunden haben muß. Der Umstand, daß die Entfernung des »kolbenförmigen Bildungsorgans« genügte, um die von dem Eingriff betroffenen Muskelteile so weit in der Entwicklung zurückzuhalten, wie es jetzt noch sichtbar ist, zeigt uns, daß im übrigen die indifferente epitheliale Struktur der betreffenden Muskelanlagen am Operationstermin bereits aufgegeben war und daß die Zellen sich in embryonale Muskelfasern umgewandelt hatten. Denn anfänglich ist die ganze Anlage eines Musculus radialis noch epithelial gebaut und ein »Bildungsorgan" im ganzen. Das war zur Zeit der Operation nicht mehr der Fall, sondern das indifferente Bildungsmaterial war in der kolbenförmigen Endanschwellung konzentriert und deshalb durch die partielle Zerstörung der betreffenden Muskelanlagen komplett entfernbar geworden. Nun hat schon C. Rabl (1897, S. 200) für *Pristiurus* richtig angegeben: »sowie aber die Muskelknospen sich in Muskeln umzuwandeln beginnen, gliedert sich diese centrale Bindegewebsmasse (nämlich das Mesoderm der Flosse) in ... das Basipterygium und die davon ausgehenden Radien.« Die Umwandlung der Zellen der ersten myogenen Anlagen in jugendliche Muskelfasern scheint ganz allgemein bei Selachiern (rein bildlich gesprochen) das Signal zu sein, daß jetzt der Termin für das Auftauchen der Radien des Skelets gekommen ist. Ich fand stets bei *Spinax*-, *Pristiurus*-, *Scyllium*- und *Torpedo*-Embryonen, von welchen ich entsprechende Serien besitze, auch Radien gebildet, wenn Muskelfasern in den Musculi radiales sichtbar waren.

So ist der Kreis unsrer Betrachtungen geschlossen und der Nachweis möglich gewesen, daß die Elektrolyse in unserm Fall einwirkte, gerade während die ersten Radien (etwa ι, $\varkappa$, λ) angelegt wurden. Daß höchstens die ersten Radien und nicht mehr gebildet sein konnten, ist daran zu erkennen, daß Radien an Stelle der beim operierten Objekt vorhandenen Skeletplatte *P* nicht vorhanden sind.

Die genaue Lagebeziehung der im caudalen Lappen gebildeten Skeletstäbe zu den Muskelstreifen festzustellen ist deshalb schwierig,

Digitized by Google

weil die ventralen Muskelanlagen an der betreffenden Stelle teilweise fehlen. Da, wo sie vorhanden sind, ergibt sich, daß ein Radius zwischen den beiden korrespondierenden Musculi radiales ϱ, einer zwischen den beiden mit π, einer zwischen den mit o bezeichneten Muskelstreifen liegt (teilweise aus Textfig. 9 ersichtlich). Daraus folgt aber, daß die vier cranialwärts folgenden Radien den Musculi radiales λ—ξ entsprechen, und in der Tat korrespondieren sie in der Lage den dorsalen mit diesen Buchstaben belegten Radialmuskeln. Es fehlen also die Radien ι und $\varkappa$, welche in der normalen Flosse die cranialsten Skeletstäbe des primären Basale sind (Fig. 4 Taf. VI). Sie oder das Anlagematerial für dieselben sind jedenfalls ein Opfer der elektrolytischen Einwirkung geworden. Entweder war also bei der Operation mindestens λ schon gebildet, oder diese Anlage ist auch imstande, sich ohne äußeren Impuls seitens andrer Radien zu entwickeln. Wie dies mit den folgenden Radien μ, ν, ξ usw. der Fall ist, kann nur aus der Ähnlichkeit ihrer successiven Entwicklung mit derjenigen der Radien der sekundären Basalia und nach dem Resultat, welches experimentell bei letzteren gewonnen wurde, vermutet werden. Ob ferner der Succession der Radien an dieser Stelle eine innere Abhängigkeit der neu sich bildenden Radien von den bereits gebildeten inne wohnt, wird sich erst durch entsprechende experimentelle Eingriffe entscheiden lassen. Mir fehlte es in dem vergangenen Winter leider an entsprechendem Material und an Zeit, um meine Versuche nach dieser Richtung hin zu vervollständigen.

Da es nicht ganz sicher ist, daß speziell die Skeletstäbe μ, ν und ξ am Operationstag noch nicht gebildet waren, so beweist das Experiment für diese Stelle nicht direkt, daß sie unabhängig von den ventralen Muskelstreifen gleicher Bezeichnung entstanden. Wir sahen, daß die Radienbildung zur Zeit der Operation höchstens in ihr erstes Stadium eingetreten war, und daß infolgedessen kaum Skeletverdichtungen in größerer Entfernung von den zuerst am cranialen Rand des Metapterygium entstehenden Radien gebildet sein konnten. Es ist deshalb in höchstem Maße unwahrscheinlich, daß die vom erst entstehenden Radius am weitesten entfernt liegenden Stäbe aus dieser Gruppe z. B. ξ und ν zur Zeit der Operation bereits existierten. Da nun die ventrale Muskulatur, welche ihnen korrespondiert, an der in Betracht kommenden Partie bei der Operation vernichtet wurde, so war, als sie auftauchten, keine solche vorhanden. So läßt sich an diesem Objekt mit höchster Wahrscheinlich-

Digitized by Google

keit der Nachweis führen, daß auch für die Radien des Metapterygium die Skeletbildung im hohen Grad unabhängig ist von der Muskulatur. Zum mindesten ist es nicht richtig, daß »Streck- und Beugeknospen« dazu gehören, das Skelet »aufzubauen«, es wären die Streckmuskeln allein genügend, diesen Effekt zu erzielen. Viel wahrscheinlicher ist es aber wohl, das, was für die Radien des Meso- und Propterygium experimentell sichergestellt wurde, für die Radien generell anzunehmen. Deshalb werden auch die »Streckknospen« des caudalen Lappens unsres Objekts nicht die Bauleute gewesen sein, welche einst die jetzt vorhandenen Skeletstäbe »aufbauten«, wenn sie auch zu jener Zeit auf dem Bauplatz längst vorhanden waren und nicht wie andre müßige oder wenigstens unbeteiligte Zuschauer (die bei der Operation zerstörten »Beugeknospen«) mit Gewalt davon entfernt wurden.

5. Verwertung der Ergebnisse für allgemeinere Fragen mit besonderer Berücksichtigung phylogenetischer Probleme.

a. Zusammenstellung der Resultate experimenteller Eingriffe an Scylliidenflossen.

Die Untersuchung der Flossen, welche nach dem früher entwickelten Plan (S. 246) experimentellen Eingriffen unterworfen wurden, hat folgendes ergeben:

1) Die Skeletstäbe (*a*, *b*, *c*, *d* Taf. V Fig. 4 und ϑ, η, ζ, ε Taf. VI Fig. 4), welche zu den sekundären Basalia (Meso- und Propterygium) gehören, sind nicht aus sich heraus und durch den normalen Zusammenhang mit dem Basipterygium imstande, in dem allgemeinen Blastem different zu werden, in welchem die Radien bei Scylliiden allgemein als Verdichtungscentren des skeletogenen Materials auftauchen. Es ist vielmehr ein Anstoß seitens des Metapterygium (primäres Basale) und zwar seitens der zuerst gebildeten (cranialsten) Radien desselben unumgänglich nötig, um Bildungscentren für Radien des Meso- und Propterygium zu erzeugen. Wird dieser Impuls, über dessen Natur keine Aufschlüsse gewonnen wurden, künstlich ausgeschaltet, so differenziert sich wohl aus dem anfänglich indifferenten Mesoderm Vorknorpel an der Stelle, wo die Radien zu erwarten sind, heraus. Aber es unterbleibt eine Gliederung dieser Platte in einzelne, mit dem Basipterygium zusammenhängende Stäbe

Digitized by Google

(*P*, Fig. 3 *a* Taf. VI), wie es in der normalen Entwicklung der Fall sein würde. Wenn anderseits die Bildungsstätte für die genannten Radien aus dem Zusammenhang mit dem Basipterygium künstlich gelöst wird, bevor die Skeletcentren aufgetaucht sind, und dabei die topische Beziehung zu den Radien des Metapterygium unversehrt blieb, so entstehen die Radien wie in der Norm (*a*, *b*, *c* Fig. 3 Taf. V). Natürlich fehlt ihnen der sonst übliche Zusammenhang mit dem Basipterygium. Es ist folglich das Material für die Bildung der Radien des Meso- und Propterygium in loco vorhanden. Der Anstoß für die Verdichtung des Blastems zu Skeletcentren als dem Initialstadium der Radienbildung muß jedoch vom Metapterygium und zwar von den cranial gelegenen Radien seines Basale ausgehen.

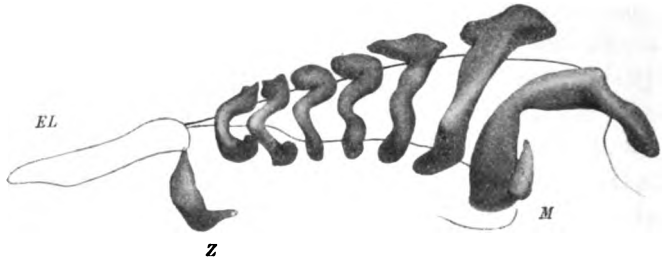
2) Die unter Nr. 1 aufgeführten Skeletstäbe bilden sich unabhängig von der Flossenmuskulatur. Denn bei künstlicher Ausschaltung der Muskelanlagen von Anbeginn der Entstehung der Radien an bilden sich trotzdem die betreffenden Skeleteentren (*a*, *b*, *c* Textfig. 7, S. 262). Anderseits entstehen sie nicht, selbst wenn die normale topische Beziehung der Muskelstreifen zu dem skeletogenen Blastem bis über den Zeitpunkt hinaus erhalten bleibt, in welchem sie normaliter auftauchen, aber der unter Nr. 1 geschilderte Impuls seitens andrer Skeletteile fehlt (Textfig. 9, S. 275). Die Muskulatur ist bei den Radien des Meso- und Propterygium nicht nur nicht erforderlich, sondern auch nicht imstande, von sich aus Verdichtungscentren und aus ihnen hervorgehende Skeletstäbe hervorzurufen. Da höchst wahrscheinlich auch Radien des Metapterygium nach künstlicher Entfernung der zugehörigen Stücke ventraler Muskelanlagen sich normal gebildet haben (ξ, *ν* Textfig. 9, S. 275), so ist wohl die Unabhängigkeit der Skeletogenese von der Myogenese in der Selachierflosse eine generelle.

Die hier kurz zusammengefaßten Ergebnisse, deren nähere Begründung im vorhergehenden Kapitel mitgeteilt ist, sind gewonnen an Scylliidenembryonen, und zwar wurde bei der Ableitung das bei *Scyllium canicula* und *Pristiurus melanostomus* erzielte Ergebnis so in Beziehung gebracht, wie wenn es sich um dasselbe Objekt handle. In der Tat ist die Entwicklung der Brustflossen dieser beiden nahe

Digitized by Google

verwandten Species für alle hier in Betracht gezogenen Momente identisch, wie aus der normalen Entwicklung derselben bekannt war oder noch besonders in den Vorarbeiten zu dieser Untersuchung festgestellt wurde. Die Extremitätenentwicklung andrer Selachier ist

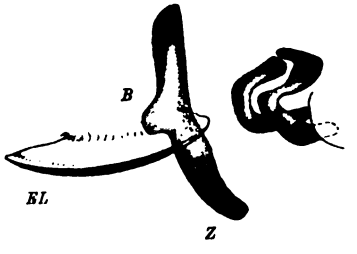
Fig. 12.



Visceralbogen, Schultergürtel (*Z*) und Extremitätenleiste (*EL*) eines *Spinax*-Embryos, jüngstes Stadium (aus Braus, 1904 A). *M* Maul.

zwar schon in höherem Grade verschieden, besonders in der Art, wie die Radien aus dem Basipterygium hervorsprossen; die Succession in der Bildung der Radien und die topischen Beziehungen zu der Muskulatur sind aber so allgemein verbreitet in der Entwicklung der Haie, daß die beiden oben aufgeführten Resultate der Experimente an Scylliiden höchst wahrscheinlich für alle Selachier gelten. Ich glaube deshalb hier den engen Rahmen des Entwicklungsganges einer speziellen Haiform verlassen zu dürfen, um die Frage aufzuwerfen, was die erzielten Ergebnisse über die Embryonalentwicklung primitiver Extremitätenformen überhaupt (Ontogenie) aussagen und ob sie uns Aufschlüsse über die historische Vorgeschichte derselben (Phylogenie) geben.

Fig. 13.



Hinterste Visceralbogen, Schultergürtel mit Basipterygium (*B*) und Extremitätenlappen eines *Spinax*-Embryos. Etwas älteres Stadium (aus Braus, 1904 A).

b. Übersicht über die normale Entwicklungsgeschichte der Brustflosse von Haiembryonen.

Die Skeletentwicklung der vorderen Haifischextremität beginnt bei Embryonen mit der Anlage des Schultergürtels (Fig. 12 *Z*). Von diesem wächst ein Fortsatz in die Brustflossenleiste hinein: die

Digitized by Google

Anlage des Basipterygium (Fig. 13 *B*). Es bildet sich hier zuerst derjenige Teil des Basipterygium, welcher später als primäres Basale (B. metapterygii) für sich verknorpelt und beim ausgewachsenen Tier eine selbständige Knorpelplatte vorstellt. Ist einmal das Basipterygium entstanden, so tauchen bald die Radien auf und zwar anfänglich die zum primären Basale gehörigen (Fig. 15 *a*, *b*, *c*). Die nächste Stufe ist die, daß sich das Basipterygium auch cranialwärts ausdehnt (über die Linie *G* hinaus, Textfig. 15 *d*) und die Stelle einnimmt, an welcher die sekundären Basalia (B. meso- und propterygii) als separate Knorpelcentren auftauchen und zu Platten

Fig. 14.

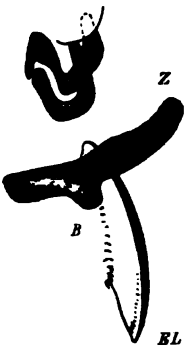


Fig. 15.

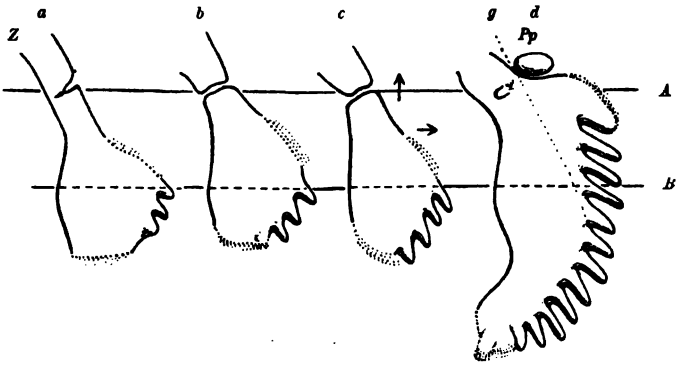


Fig. 14. Dasselbe Bild wie Fig. 13, um 90° gedreht.

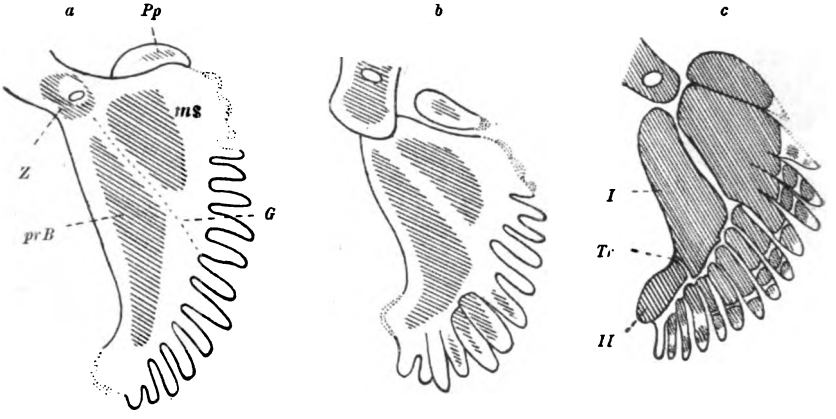
Fig. 15. Das Skelet der Brustflosse in etwas älteren Stadien (*a*—*d*) von *Spinax*. Dasselbe entspricht dem Basipterygium (*B*, Fig. 14) und dem angrenzenden Stück des Schultergürtels (*Z*), ist jedoch gegenüber der Fig. 14 ein wenig nach rechts gedreht, so daß der Extremitätenlappen *EL* in die Ebene des Papiers fallen würde; infolgedessen ist das Skelet in demselben, welches allein dargestellt ist, genau von der Fläche gesehen. Das Loch im Schultergürtel steht in allen vier Stadien auf der Geraden *A*. Die Linie *B* gibt die Lage des cranialsten der drei zuerst sichtbaren Radien an. (Nach E. Ruge, 02.)

ähnlich dem primären Basale werden. Auch diese Partie des anfänglich noch einheitlichen Basipterygium entsendet Radien. In diesem Stadium besteht dann das Skelet aus einem an der Basis der freien Flossen liegenden Stab und von diesem ausgehenden parallelen Fortsätzen ähnlich einem Kamme (Textfig. 15 *d*). Die Fortsätze bilden sich aber in immer wachsender Menge bis zur definitiven Zahl in der Weise, daß von der Stelle aus, wo die ersten entstanden, also etwa über der Mitte des Basipterygium, craniocaudalwärts Radien gebildet werden, welche den Besatz des definitiven primären Basale (B. metapterygii) liefern, während caudocranialwärts von dieser Stelle aus Radien successive auftauchen,

Digitized by Google

welche im definitiven Zustand den sekundären Basalia (B. meso- und propterygii) aufsitzen (vgl. Fig. 15 *d* mit 15 *a*, *b*, *c*). Auch in den Radien treten separate Knorpelcentren auf (Textfig. 16) und zwar zuerst wieder in denjenigen, welche zum primären Basale gehören und welche im vorknorpligen Stadium zuerst sichtbar wurden, dann successive in den später entstandenen. Die Radien bilden sich nicht nur an der lateralen Seite des Basipterygium, sondern auch an dessen medialem Rande. Hier bleibt aber die Bildung auf die caudale Spitze des späteren primären Basale beschränkt und variiert bei den einzelnen Species sehr. Da bei *Centrophorus*-Embryonen

Fig. 16.



Verknorpelung des Brustflossenskelets bei *Spinax*-Embryonen in drei aufeinander folgenden Stadien (*a*, *b*, *c*). *prB* primäres Basale (Ba. metapterygii), *Tr* Trennungslinie desselben in die Querglieder *I* und *II*, *ms* Basale mesopterygii, *Pp* Bas. propterygii. Sonst wie bei den vorhergehenden Figuren. (Nach E. Rugh, 02.)

sieben mediale Radien vorhanden sind (Textfig. 17 *a*), so ist hier der Radienbesatz des primären Basale deutlich biserial.

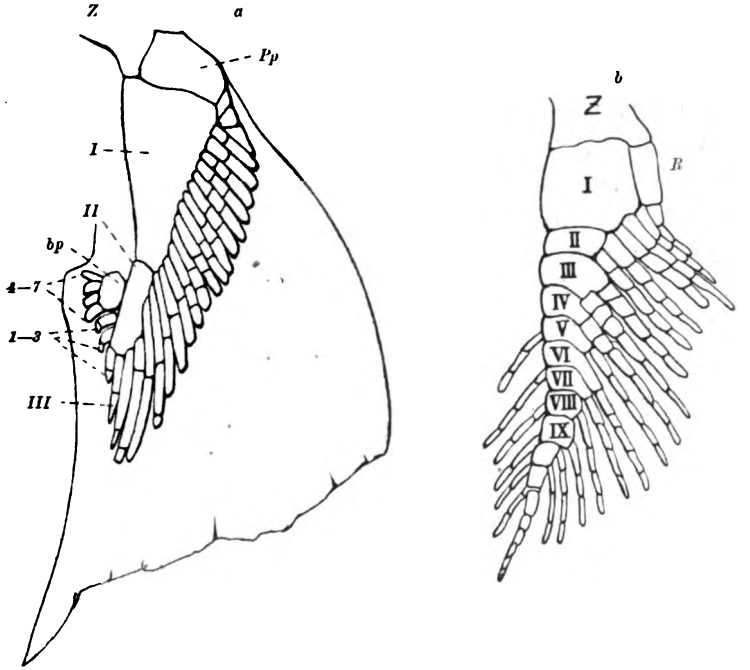
Nachdem die Verknorpelung vollzogen ist, setzt sich das anfänglich, als Basipterygium, völlig einheitliche Skelet aus einer großen Zahl separater Knorpel zusammen: dem Schultergürtel, den Basalia und Radien. Die letzteren sind aus einzelnen Quergliedern gebildet, die sich zu schlanken Stäben aneinander reihen. Man bezeichnet dann das primäre Basale mit seinem biserialen Radienbesatz, dessen mediale Reihe aber immer gegenüber der lateralen stark zurücksteht oder oft scheinbar ganz verschwunden ist, dagegen bei gewissen fossilen Selachiern (Xenacanthinen) deutlich hervortritt (Textfig. 17 *b*), als Metapterygium, die beiden sekundären Basalia mit ihrem Radienbesatz als Meso- und Propterygium.

Digitized by Google

Dieser Überblick über die ontogenetische Entwicklung diene als Orientierung für das hier folgende. Wegen der näheren Begründung und Literaturangabe verweise ich auf das Kapitel V des III. Bandes von HERTWIGS Handbuch (BRAUS, 1904 B).

Die Entwicklung der Muskulatur ist in den Grundzügen bereits

Fig. 17.



a Brustflossenskelet von einem ausgewachsenen *Centrophorus*-Embryo (nach BRAUS, 1904 B), *b* von einem fossilen Xenacanthiden (nach FRITSCH). Die einzelnen Glieder des primären Basale mit *I*, *II*, *III* usw. bezeichnet, *bp* ein von postaxialen Radien gebildetes kleines Basale postaxiale, *R* ein einzelner mit dem Schultergürtel artikulierender Radius.

auf S. 246 besprochen. Die Entwicklung der Flossenleisten und der ganzen äußeren Form der Flossenlappen kommt für diese Besprechungen nicht in Betracht.

c. Abhängige Differenzierung und Selbstdifferenzierung der Bildungsbestandteile der Flosse.

Es ist für einen allerdings nur ganz kleinen Teil des im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Entwicklungsprozesses gelungen, experimentell festzustellen, daß die Reihenfolge, in welcher die Phasen

Digitized by Google

desselben aufeinander folgen, keine gleichgültige und etwa veränderliche ist, sondern daß die vorhergehende Stufe die folgende auslösen muß, damit überhaupt eine normale Entwicklung eintreten kann. Es ist dies, wie aus Nr. 1 der Zusammenstellung der Ergebnisse (S. 288) zu entnehmen ist, bei den Radien des Meso- und Propterygium nachgewiesen worden, welche in der normalen Entwicklung erst auftauchen, nachdem ihre nächsten Nachbarn unter den Radien des Metapterygium bereits gebildet waren. Die Bezeichnung: primäres Basale und sekundäre Basalia besitzt also — dies ist wenigstens für die Radien bewiesen — einen ganz besonderen Inhalt, nämlich den, daß die letzteren von den ersteren causal bedingt sind. Es wird Aufgabe weiterer Forschungen sein, zu ergründen, ob alle Stufen des oben geschilderten Differenzierungsprozesses der Skeletabschnitte in dieser Weise causal voneinander abhängig sind und wodurch der erste Anstoß zur Bildung des Schultergürtels ausgelöst wird. Die experimentelle Methode scheint mir Erfolg in dieser Richtung zu versprechen.

Vorläufig können wir uns nur für die Radien eine präzise Vorstellung über die Wirkungsweise des Einflusses machen, welcher von primär gebildeten Skeletteilen auf sekundär entstehende ausgeübt wird. Derselbe besteht, wie sich ebenfalls aus den unter Nr. 1, S. 288 zusammengefaßten Resultaten der experimentellen Untersuchung ergibt, darin, daß bereits vorher in loco vorhandene Skeletoblasten die Weisung bekommen, an bestimmten Stellen Verdichtungsherde zu bilden, welche von vornherein an den im Basipterygium vorhandenen Verdichtungsherd angeschlossen sind und immer weiter lateralwärts an Länge zunehmen. Indem zwischen den so entstehenden, in continuo mit dem Basipterygium sich anlegenden Vorknorpelstäben eine Aufhellung des skeletogenen Materials bis zum völligen Schwund desselben auftritt, wird allmählich der mit parallelen Zinken versehene Kamm manifest, welchen junge Flossen als Skeletanlage in sich schließen. Die Konzentration sammelt also wahrscheinlich alle Skeletoblasten eines gewissen Bezirks zu einem Radius, welcher als Verdichtungsherd dieses Rayons auftaucht und dann durch Vermehrung der Zellen weiter wächst. Dabei liegen in den helleren Stellen zwischen den Radienanlagen Gefäße, die entweder an der Aufhellung aktiv beteiligt sind oder ihre Lage nach den Orten, wo diese stattfindet, einrichten. Die Ordre zur Konzentrierung in bestimmte Centren geht nicht von Teilen innerhalb des Materials aus, welches zur Skeletbildung fähig ist, sondern kommt von außer-

Digitized by Google

halb, wie wir sahen, von Radien des Metapterygium her. Bleibt diese Beeinflussung aus, so bildet sich wohl das skeletogene Material zu einer Platte weiter, welche an Umfang und histologischer Zusammensetzung dem zu erwartenden Radienkomplex entspricht, aber die Verdichtung zu Centren und die Gliederung in Skeletstäbe findet nicht statt.

Es ist dabei nicht bekannt, woher die Skeletoblasten in letzter Linie stammen. Ursprünglich müssen die betreffenden Zellen oder deren Vorfahren aus dem Rumpf in die Extremitätenleiste eingewandert sein. Wir wissen nicht bestimmt, ob sie zu dieser Zeit noch indifferent sind oder ob sie bereits eine bestimmte prospektive Bedeutung haben, d. h. ob beispielsweise die Vernichtung eines bestimmten Teils der einwandernden Zellen bereits gewisse Komplexe des späteren Skelets zerstören würde, oder ob sie nur ganz allgemein eine quantitative Einbuße an Bildungsmaterial zur Folge hätte. Im letzteren Fall würde die Bestimmung darüber, welche Mesodermzellen zu Skeletoblasten werden, erst innerhalb des Flossenlappens getroffen. Dann könnten die Zellen, welche sich in loco zur Bildung von Radien zusammendrängen, von Anfang an an diesem Ort gelegen sein und nur die allgemeine Wachstumsverschiebung mitzumachen haben, welche zur Vergrößerung des Flossenlappens nötig ist, sowie die Annäherungsbewegungen beim Entstehen der Verdichtungscentren. Wenn dagegen schon innerhalb des Rumpfes darüber entschieden wird, welche Zellen Bildner für das Skelet der freien Flossen sein sollen, so bezeichnet unsre Feststellung, daß »bereits vorher in loco vorhandene Skeletoblasten« zu den Verdichtungscentren der Radien zusammenschießen, nichts andres als die stationäre Phase in einer Folge von Bewegungsprozessen, welche im Detail noch zu erforschen wären.

Auch über die Art, Verbreitungsweise und Zeitdauer des Einflusses, welcher vom Metapterygium ausgeht, um die Radienbildung im Territorium der sekundären Basalia zu ermöglichen, geben die Experimente bisher keinen Aufschluß. Es ist hier noch alles zu tun, aber vieles gewiß der experimentellen Prüfung zugänglich. Ich möchte deshalb nur auf den Gegensatz hinweisen, welcher zu den Prozessen bei der Linsenbildung besteht; denn bei ihr ist die Abhängigkeit von der Entstehung des primären Augenbechers wohl unter den bisher bekannt gewordenen Fällen von Korrelation und formativen Reizwirkungen in der Entwicklung der ganzen Sachlage nach am übersichtlichsten und auch in den vorliegenden

Digitized by Google

Untersuchungen am klarsten durchgearbeitet[1]. Das Ectoderm ist bei denjenigen Amphibien, welche bisher auf diese Dinge hin untersucht wurden, allgemein fähig, eine Linse aufzubauen. Wenigstens vermag der Kontakt des Augenbechers mit Stellen des Ectoderms, welche gewöhnlich keine Linse bilden und weitab von der normalen Bildungsstätte liegen, wie namentlich bei den Transplantationen von Lewis zu sehen ist, genau denselben Prozeß der Linsenentstehung zu aktivieren, wie wenn alles an der normalen Stelle unter normalen Bedingungen verliefe. Dabei gibt höchstwahrscheinlich, wie Spemann an Versuchsresultaten von Schaper nachgewiesen hat, der Augenbecher »gewissermaßen die Linse bei der Epidermis in Arbeit«, d. h. es ist nur ein Anstoß seitens des Augenbechers für das Ectoderm erforderlich. Ist dieser erfolgt, so geht die Linsenbildung von selbst weiter. Sie bedarf nicht der weiteren Beeinflussung durch den Augenbecher, so daß »also die als abhängige Differenzierung eingeleiteten Prozesse zum Teil wenigstens als Selbstdifferenzierung weiter laufen« (Spemann, 1905, S. 427). Über die Art dieses Einflusses, ob derselbe chemischer oder irgendwelcher andrer Natur sei, ist noch nichts ermittelt.

In unserm Fall wissen wir nicht nur nicht, welcher Art der auslösende Einfluß ist, sondern es ist auch unbekannt, ob derselbe wie bei der Linsenbildung an der normalen Stelle bloß einen Impuls darstellt, der die weitere Gestaltung in Gang setzt, ohne daß diese nun an die andauernde Wirkung der gleichen formativen Reize von außen her gebunden wäre. Es könnte sein, daß die Radienbildung dauernder Einwirkungen bedarf, um successive fortzuschreiten. Denkt man sich nun das ganze Ectoderm einer Amphibienlarve, soweit es die Potenz, eine Linse aufzubauen, besitzt, zu einer Platte ausgebreitet ähnlich derjenigen, in welcher die Skeletstäbe der Selachierflosse auftauchen, so könnte ein idealer Experimentator wohl in regelmäßigen Abständen Linsen in der Ectodermplatte hervorrufen, indem er transplantierte Augenbecher mit den betreffenden Stellen in Kontakt brächte. Es wäre dabei genau übersehbar, von welchen Stellen aus die formativen Reize von außen auf die Platte wirken. Unser Fall ist dagegen darin ganz anders. Hier

[1] Ich verweise auf die Arbeiten von H. Spemann (1901—1905) und W. H. Lewis (1903, 1904). Dort findet man die übrige Literatur über diese Frage angegeben und besprochen. Die neuere Arbeit von H. King (1905) bringt keinen Einwand, welcher die hier besprochenen Funde dieser Forscher und deren Konsequenzen erschüttern könnte.

Digitized by Google

schreitet das Mittel, welches den Radienbildungsprozeß aktiviert, innerhalb der Platte nach Art einer Wellenbewegung vorwärts. Spricht man z. B. bei der Linsenbildung in ganz vager Weise von Vorgängen ähnlich chemischen Reaktionen (Lewis) zwischen Träger und Objekt der formativen Reizwirkung, so könnte man sich in unserm Fall den Vorgang in physikalischer Weise vorstellen und an Chladnysche Klangfiguren oder dgl. denken, bei denen die Knotenpunkte von Wellenbewegungen zur Ansammlung anfänglich gleichmäßig verteilten Materials dienen. Ich bin weit entfernt zu glauben, daß tatsächlich so grob physikalische Vorgänge hier vorliegen, und bin mir dessen völlig bewußt, daß zur Zeit gar nichts über die Art und Fortleitung des entwicklungsphysiologischen Einflusses zu sagen ist, unter welchem die Radienbildung in Wirklichkeit steht. Aber soviel ist doch sicher, daß dieselbe ganz andrer Natur sein muß als bei der Linsenbildung des Auges.

Ähnliche Abhängigkeiten innerhalb der Reihe von segmental sich anlegenden Organteilen oder Organkomplexen sind meines Wissens noch nicht gefunden worden, wohl weil bisher wenig auf diesen Punkt geachtet wurde. Bei der Gliederung des Mesoderms sehen wir einen Prozeß sich abspielen, bei welchem einer ungegliederten Masse, den Coelomlamellen, successive entstehende Dorsalfortsätze, die Ursegmente, anhängen. Es sind bereits von R. G. Harrison (1904) und mir selbst (1905) Zerstörungen der zuerst entstehenden Ursegmente an Amphibienlarven vorgenommen worden. Bei denselben bildeten sich Ursegmente in den sich normal weiter entwickelnden Teilen des Körpers, welche zur Zeit der Operation noch nicht vorhanden waren. Am deutlichsten ist dies am Schwanz dieser Larven, welcher zahlreiche Ursegmente besitzt, während zur Zeit des Eingriffes nur die Schwanzknospe, also die gänzlich undifferenzierte Anlage des Schwanzes, gebildet war. Bei diesen Experimenten war aber die Entfernung der Ursegmente keine radikale, da der Zweck des Eingriffes der war, eine möglichst ausgiebige Zerstörung des Rückenmarks an der betreffenden Stelle zu erzielen und dabei die im Wege stehenden dorsalen Teile der Ursegmente mit zerstört wurden. Die ventraleren Teile blieben erhalten und von ihnen aus trat alsbald eine Regeneration ein, so daß die Muskulatur einen Mantel bildet, welcher die Chorda auch dorsal umhüllt. Es kann also aus den bisher publizierten Experimenten bezüglich unsrer Frage kein bestimmter Schluß gezogen werden. Sollten die Ursegmente in ähnlicher Weise voneinander abhängig sein wie die Radien des

Digitized by Google

Basipterygium untereinander, so ginge aus den hier angezogenen Versuchen hervor, daß Teile der Segmente genügen, um den notwendigen Anstoß für die Neubildung andrer zu geben, ähnlich wie Lewis fand, daß Teile des Augenbechers die Linsenbildung in Gang setzen können. Es ist aber ebenso gut möglich, daß die Ursegmente untereinander in der Entwicklung völlig unabhängig sind. Hier und in andern Fällen gegliederter Anlagen sind weitere Experimente abzuwarten.

Ganz anders als bei dem Verhältnis der Radien untereinander stellen sich uns die entwicklungsphysiologischen Beziehungen zwischen Radien- und Muskelanlagen der Extremitäten dar. Zwischen diesen beiden besteht zwar eine bestimmte zeitliche Folge und topische Beziehung in der normalen Entwicklung, da die Skeletstäbe immer erst auftauchen, wenn sich die metameren (haploneuren) Muskelknospen in die Flossenleisten eingesenkt, innerhalb derselben in die dorsalen und ventralen Sekundärknospen geteilt und sich durch Anastomosen zu den dysmetameren (polyneuren) Musculi radiales umgeformt haben. Dabei liegt zwischen je einem dorsalen und ventralen Musculus radialis ein Verdichtungscentrum, aus welchem der betreffende Radius hervorwächst, so daß er von Anfang an zwischen den Muskelanlagen liegt. Es ist allerdings keineswegs überall Identität der Richtung der Musculi radiales und derjenigen der Vorknorpel- und Knorpelradien vorhanden, wie ich an *Spinax niger* nachgewiesen habe (1899, 1904 A) und wie auch aus manchen Stellen der Rekonstruktionen in Textfig. 8 und 10 dieser Arbeit zu entnehmen ist; ja es kommt vor, daß anfänglich in der normalen Entwicklung keine genaue Übereinstimmung der Lage der Radien zu derjenigen der Muskeln besteht und daß diese allmählich erst in der Entwicklung durch Adaptation der Teile aneinander erzielt wird, wie gerade bei der Beckenflosse von Spinax deutlich zu sehen ist. Jedenfalls sind aber in solchen Fällen die ausgebildeten Muskelfascikel an die Skeletstäbe topographisch und funktionell gebunden und bei der fertigen Brustflosse sind gerade die Radien des Meso- und Propterygium am reinsten der Lage und Funktion nach den Muskeln angepaßt (Braus, 1900, S. 183), während dies bei den Radien des Metapterygium viel weniger der Fall ist.

Gerade die Radienanlagen des Meso- und Propterygium sind es aber, welche nach Nr. 2 der auf S. 289 zusammengestellten Ergebnisse der Experimente ganz sicher völlig unabhängig von den mit ihnen korrespondierenden Muskelanlagen gebildet werden. Es ist

Digitized by Google

das einer jener häufigen Fälle von Selbstdifferenzierung (Roux), welche allgemein darin besteht, daß ausgesprochene Abhängigkeiten des späteren, vor allem des ausgebildeten Zustandes, anfänglich in der Entwicklung nicht vorhanden sind. Ich erinnere z. B. an die von Roux selbst besonders studierten Fälle von »funktioneller Struktur«, die darin bestehen, daß Formationen der Stützgewebe (Knochenstrukturen, Bindegewebszüge der Delphinflosse usw.) eine der »Funktion hochgradig, bis ins feinste hinein angepaßte Struktur« besitzen und doch entwicklungsgeschichtlich nicht etwa »durch die Funktion selber hervorgebracht« werden, sondern, wie das treffende Wort von Roux sagt, durch »Selbstdifferenzierung« entstehen. Daß damit nur Unabhängigkeit der specifischen Struktur von außerhalb derselben liegenden, speziell von später mit ihr in innige Beziehung tretenden Faktoren gemeint sein kann, ist dabei besonders zu betonen. Eines der instruktivsten Beispiele ist das bekannte Experiment von Driesch, welcher zeigte, daß die Mundeinstülpung bei Echinidenlarven auch dann entsteht, wenn der zugehörige Teil des Darmes an der betreffenden Stelle nicht vorhanden ist.

d. Bedeutung der Ergebnisse für die Phylogenie der Extremitäten.

Es ist eine Forderung, welche sich aus der Betrachtung embryologischer Entwicklungsprozesse von selbst ergibt, daß für phylogenetische Schlußfolgerungen eine gewisse Auswahl getroffen werden muß zwischen solchen Momenten der individuellen Entwicklung, welche wesentlich (essentiell) und solchen, welche unwesentlich (accidentell) für dieselben sind. Denn es ist de facto, wenn auch nicht im Prinzip, allgemein als unmöglich anerkannt, daß der Entwicklungsproseß eines bestimmten Tieres die unveränderte, wenn auch zeitlich ungemein viel schneller ablaufende Repetition des historischen Werdens dieses Organismus repräsentiere. Der Widersinn einer solchen Annahme ergibt sich auch ohne weiteres aus der individuellen Entstehungsgeschichte der Selachierextremität. Denn die Muskelknospen, welche anfänglich in dieselbe einwachsen, bilden in vielen Fällen zunächst platte Scheiben, welche einander ihre Flächen zukehren, und dann durch einen Umformungsprozeß, welcher mit der Bildung ventraler und dorsaler Sekundärknospen endet, zunächst zu allseitig in sich geschlossenen Ringen ausgehöhlt werden. Würde man sich die Etappen dieses Prozesses als Repetitionen von historisch vorhanden gewesenen, also auch einst in Funktion befind-

Digitized by Google

lichen Urextremitäten vorstellen, so müßte man annehmen, daß eine gewisse Sorte solcher Urformen eine Muskulatur besessen hätte, in welcher die Vorfahren der jetzigen Streck- und Beugemuskeln zu Ringen vereinigt waren. Eine solche Anordnung, d. h. die Vereinigung zweier Antagonisten je mit ihren Ursprüngen und Insertionen zu einem allseitig geschlossenen kontraktilen Ringe, ist aber für die Bewegung einer Platte, in welcher viele dieser Ringe eingeschlossen sind, ungeeignet und bei Ermangelung eines Einschlusses in der Höhlung des Ringes, auf welchen eine Kontraktion wirken könnte, überhaupt sinnlos. Es ist denn auch von keinem Forscher behauptet worden, daß diese Erscheinungen des individuellen Lebens der Embryonen, die gewiß innerhalb desselben eine bestimmte und auch bedeutungsvolle Rolle zu spielen haben, für phylogenetische Fragen von Bedeutung seien. Es ist dies ein typischer Fall, in welchem eine ontogenetische Tatsache als unwesentlich (accidentell) für das historische Problem beiseite geschoben wird.

Zu den essentiellen Bestandteilen der Ontogenie werden in den meisten Fällen von den Phylogenetikern die zeitlichen Folgen gerechnet, welche die einzelnen Phasen eines bestimmten Prozesses im normalen Entwicklungsgeschehen einhalten. Namentlich der zuerst auftretenden Phase wird eine besondere Bedeutung beigelegt. Ich erinnere z. B. an die Frage nach dem historischen Ursprung der Rippen. Dieselbe wird vielfach danach beurteilt, ob das skeletogene Material bei Embryonen zuerst entfernt von Teilen der Wirbelsäule sichtbar wird und sich erst nachträglich mit denselben verbindet, oder ob es anfänglich mit dem Wirbelsäulenmaterial verbunden erscheint. Jedenfalls lassen sich die Differenzen zwischen den phylogenetischen Schlüssen, welche hier an das ontogenetische Geschehen anknüpfen, auf das zeitliche Geschehen zurückführen. Es läßt sich aber bei einem ähnlichen Fall ontogenetischen Geschehens an unserm Objekt zeigen, wie sehr ein derartiger Entwicklungsgang sich modifizieren läßt, ohne daß das Endresultat tangiert wird. Bei vielen Selachierflossen wachsen die Radien als Auswüchse des Basipterygium aus diesem heraus, ähnlich wie die Rippen aus dem Achsenskelet. Experimentell ließ sich dies so abändern (Taf. V Fig. 3), daß eine Reihe von Radien getrennt vom Basipterygium entstehen und sekundär mit demselben verschmelzen (S. 271). Es ist also in diesem Falle gleichgültig, ob die erste Phase der Entwicklung das Blastem der Radien in Kontinuität oder Diskontinuität mit dem Basipterygium zeigt. Ähnliches könnte bei

Digitized by Google

der Rippenentwicklung und andern derartigen Fällen zutreffen. Es ist jedenfalls durchaus unrichtig zu glauben, daß eine Entwicklungsstufe stets die entwicklungsphysiologischen Faktoren für die folgende enthalten müsse. Ebensowenig ist die Stufenfolge, wie sie von der deskriptiven Entwicklungsgeschichte festgestellt wird, ein untrügliches Mittel, Einsicht in die Vorgeschichte der Organismen zu gewinnen.

Bei der Entwicklung des Extremitätenskeletes wurde nun freilich schon längst von vielen Embryologen, welche im übrigen ein solches Prinzip anerkennen, trotzdem von demselben abgewichen. Daß die Radien der Selachierflossen ontogenetisch in einer bestimmten Reihenfolge entstehen, ist zwar erst von E. RUGE (1902) bei Spinax im Detail nachgewiesen worden; daß sie aber nicht alle gleichzeitig da sind, geht schon aus den Abbildungen von BALFOUR (1881 A, Taf. 58 Fig. 6 und 8) und sicherer noch aus denjenigen von MOLLIER (1893, Taf. IV Fig. 16 und Taf. XIX Fig. 19) hervor. MOLLIER beschreibt auch die Zunahme der Radien bei Torpedo mit fortschreitender Entwicklung und gibt eine Erklärung für dieselbe (l. c., S. 34): »Nun findet auch das früher erwähnte Fehlen von 22 Strahlen (scil. in jüngeren Stadien der Entwicklung) seine Erklärung. Dieselben sind zum weitaus größten Teil in den proximalen, einige wenige in dem distalen Abschnitt der kontinuierlichen Skeletanlage verschmolzen enthalten«; »es handelt sich also hier um eine verdeckte (!) Bildung von Strahlen«. Wenn dieselben später sichtbar werden, so ist dies nach MOLLIER nicht eine Folge davon, daß sie wirklich später entstehen als die übrigen, sondern daß sie nur anfänglich versteckt und deshalb nicht sichtbar zu machen sind.

Die phylogenetische Betrachtung führte also in diesem Fall MOLLIER dazu, diese Reihenfolge gewisser ontogenetischer Vorgänge als unwesentlich hinzustellen, mit der besondern Begründung, wie diese accidentelle Succession aus der essentiellen Gleichzeitig- und Gleichwertigkeit der Radienanlagen zu erklären sei. HAECKEL bezeichnet bekanntlich derartige accidentelle Entwicklungserscheinungen, welche die essentiellen »verdecken«, als Cenogenie (Fälschungsgeschichte), ein Wort, welches GEGENBAUR in Cänogenie (Neubildung von Entwicklungsvorgängen gegenüber den phylogenetisch vorhandenen) erweitert hat. Es ist zweifellos, daß MOLLIER in der successiven Entwicklung der Radien eine bestimmte Form von Cänogenie erblickt.

Dies ist aber die allgemeine Ansicht der meisten Anhänger der Lateralfaltenhypothese. Sie gehen von einem Urzustand aus, in welchem das Skelet der einheitlichen Saumflosse aus zahlreichen

Digitized by Google

gleichwertigen Knorpelstäben bestand. Aus dem Saum entwickelten sich nach dieser Hypothese die Einzelflossen und aus dem gleichmäßigen Zaun von Skeletstäben entwickelten sich das Brust- und Bauchflossenskelet durch Reduktion der überflüssig gewordenen Teile im Zwischenflossenraum, anderseits aber durch Spezialisierung der Skeletstäbe zu verschiedenartigen Basalia und Gürteln in den definitiven Extremitäten. Die Ontogenie, welche vielfach als eine ganz besonders klare Stütze dieser Hypothese gefeiert wurde, ist aber keineswegs von Anfang an eine Rekapitulation eines solchen hypothetischen Vorganges, da ja anfänglich selbst dort, wo die meisten Skeletstäbe vorkommen (Rochen), eine allmähliche Vermehrung der Radien zu beobachten ist, wie MOLLIER zeigte (s.o.). Dieses Stadium wird also als accidentell beiseite geschoben und erst dem folgenden Stadium essentieller Wert beigelegt, in welchem eine große Zahl gleichartiger Radien besteht. Wenn dieselben in diesem Stadium auch nicht separat angelegt sind und noch andre Abweichungen von dem, was nach der Hypothese zu erwarten wäre, gleichzeitig vorhanden sind, so sind das wiederum Dinge, welche als accidentelle Zutaten aufgefaßt werden, die das essentielle Bild »verdecken«.

Es soll damit nicht gesagt sein, daß dieses Verfahren an sich falsch sei. Ich erinnere vielmehr daran, daß ich es als notwendig bezeichnete, aus dem ontogenetischen Befund das Accidentelle als unwesentlich für phylogenetische Forschungen zu sondern und von dem Essentiellen zu trennen. Unsre Aufgabe soll sein, feste Merkmale im ontogenetischen Geschehen zu finden, welche uns dabei den Pfad weisen.

Denn in dem bisherigen Verfahren offenbart sich die größte Willkür. So nimmt in der neuesten Version der Seitenfaltenhypothese RABL (1901, S. 487) an, daß die Skeletstäbe nicht einen gleichmäßigen Besatz der BALFOURschen Urflosse bildeten, sondern daß dieselben allmählich von vorn her und von hinten her an den Enden der einheitlichen Saumflosse entstanden. Es wäre danach zu erwarten, daß in der Ontogenie die Radien der Brustflosse in der Richtung von vorn nach hinten und die Radien der Beckenflosse in der Richtung von hinten nach vorn entständen. Da aber in Wirklichkeit, wie schon MOLLIER (1893) in dem oben zitierten Satz angab und E. RUGE (1902) im Detail ausführte, gerade die vordersten Radien der Brustflosse in der Richtung von hinten nach vorn (caudocranialwärts) in der Ontogenie der Selachierflossen auftauchen, so ist

Digitized by Google

damit — ganz abgesehen von den Verhältnissen der Beckenflosse — nicht nur wie bei der oben angeführten Begründung der Lateralfaltenhypothese ein jüngeres Stadium der Ontogenie als accidentell beiseite gelassen und direkt zu einem spätern Stadium gegriffen, sondern es wird dieses letztere gerade auf dem entgegengesetzten Wege entstanden gedacht als dem realiter in der Entwicklung verfolgbaren.

Es hat sich aber gezeigt, daß nicht nur die mikroskopisch sichtbare Stufenfolge der Skeletentwicklung so verläuft, daß die Radien der sekundären Basalia später auftauchen als diejenigen, welche zuerst am primären Basale entstehen, sondern daß im Metapterygium ein entwicklungsphysiologischer Faktor lokalisiert ist, von welchem die Bildung dieser Radien abhängig ist. Eine andre mikroskopisch vielfach bei Selachierembryonen festgestellte Stufenfolge in der Radienbildung, nämlich die, daß das Basipterygium Fortsätze aussendet, welche die Radien darstellen, hat sich dagegen nicht als entwicklungsphysiologisch notwendig erwiesen; denn die Radien bilden sich auch ohne ihren speciellen Zusammenhang mit dem Basipterygium. Der bedingende Faktor ist also nicht im Basipterygium überhaupt, sondern speciell in dem Teil desselben, welchen wir als Metapterygium bezeichnen, gelegen.

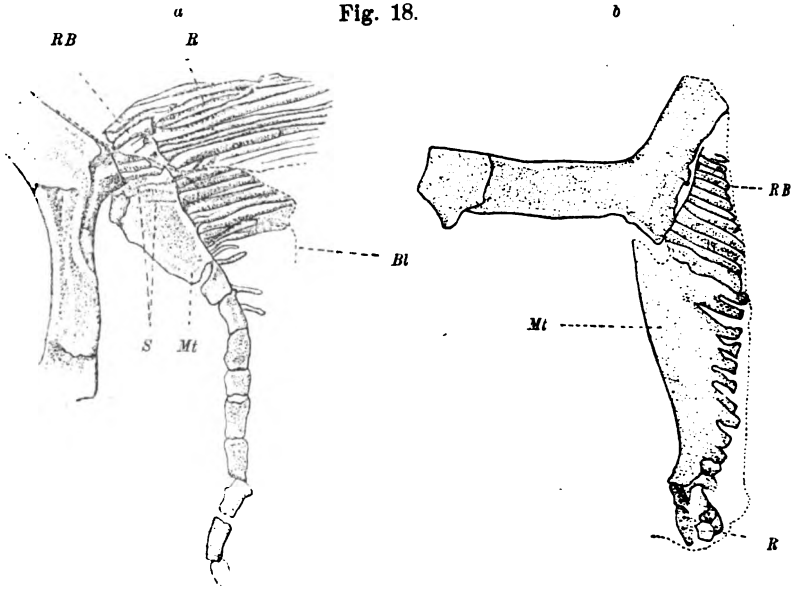
Da hier das Metapterygium als der Träger von entwicklungsphysiologischen Faktoren nachgewiesen ist, welche die Entstehung von Teilen der sekundären Basalia und vielleicht des Meso- und Propterygium überhaupt bedingen, so erhebt sich die Frage, ob dieser Tatsache phylogenetische Bedeutung innewohnt? Ich halte dies für wahrscheinlich. Wir kennen in unserm Fall fossile Überreste von Selachiern aus dem unteren Carbon und Perm, bei welchen nur ein einziges Basale, das Basale metapterygii vorhanden ist (Fig. 18 *Mt*). An Stelle der übrigen Basalia (B. meso- und propterygii) existieren isolierte Radien (*R, RB*), welche direkt dem Schultergürtel aufsitzen und deren Concrescenz die Entstehung der sekundären Basalia zugeschrieben wird. Jedenfalls liegt in diesen Befunden der paläontologische Beweis dafür, daß das Basale metapterygii früher entstanden ist als die übrigen. Auch sind bei diesen Fossilien manchmal nur wenig freie Radien neben dem primären Basale am Schultergelenk befestigt (vor allem bei Formen mit biserialem Radienbesatz, s. Textfig. 17 *b*, *R*), so daß nicht nur die sekundären Basalia, sondern höchstwahrscheinlich alle freien, neben dem Metapterygium vorkommenden Skeletstäbe paläontologisch jünger sind, als das primäre Basale mit seinen Ra-

Digitized by Google

dien. Vergleichend anatomisch ist ebenfalls eine Ableitung sämtlicher Skeletstäbe und -platten, welche neben dem Metapterygium vorkommen durch Loslösung von Teilen desselben und Überwanderung von solchen auf den Extremitätengürtel, durch GEGENBAURS große Arbeiten über das Flossenskelet (besonders aus dem Jahre 1870) sehr wahrscheinlich.

Die übrigen morphologischen Beweismittel, Paläontologie und vergleichende Anatomie, befinden sich also mit dem embryologischen Befund in Übereinstimmung. Ist die Entwicklung des Meso- und

Fig. 18.



a Brustflossenskelet von *Cladodus Neilsoni* (nach TRAQUAIR), *b* von *Symmorium reniforme* (nach COPE). *RB* Basalstücke der Radien, *R* Radien, *S* Furchen, *Mt* Basale metapterygii, *Bl* Bruchlinie der Steinplatte. (Aus BRAUS, Verhandlungen phys.-med. Gesellschaft Würzburg. Bd. 34. S. 161, 162.)

Propterygium phylogenetisch vom Metapterygium ausgegangen, so ist dasselbe ehemals ebenso Träger der entwicklungsbedingenden Faktoren für diese Teile gewesen, wie heute noch in der Ontogenie der Scylliiden.

In der Natur besteht, wie es scheint, die Tendenz, alle entwicklungsbedingenden Faktoren im typischen Laufe der Ontogenese möglichst in ihrer Lokalisation zu belassen. Gewisse Bestandteile der Kerne, die Chromosomen, sind nach den Nachweisen der modernen Cytologen (insbesondere von BOVERI) die Träger der Vererbung, welche von Zelle zu Zelle, von Eltern an Kinder, von Generationen

Digitized by Google

an Generationen die Entwicklungsfaktoren der Erblichkeit weitergeben und weitergetragen haben. Dieses Beharrungsvermögen, das uns in zahlreichen andern Beispielen bekannt ist, kommt meines Erachtens auch darin zum Vorschein, daß in unserm Falle ein Teil eines Blastems Träger des bestimmenden Faktors für andre Teile desselben Blastems ursprünglich war und heute noch ist. Wenn die Vererbung so verläuft, daß immer wieder dieselben Bahnen von den Trägern der die Entwicklung determinierenden Faktoren durchlaufen werden, so werden wir um so eher die ursprünglichen Beziehungen kennen lernen, je besser uns der Sitz und die Verteilung solcher Träger im embryonalen Körper bekannt ist.

Wir werden deshalb vom morphologischen Standpunkt aus besonders auf solche Fälle zu achten haben, in welchen ebenfalls nachzuweisen ist, daß in einem bestimmten abgegrenzten Zellenkomplex ein Teil für die andern entwicklungsbestimmend wirkt, um an andern historischen Dokumenten zu prüfen, ob darin etwas Palingenetisches zutage tritt. Die weitere Erfahrung kann erst lehren, inwiefern hier eine Regel von allgemeinerer Geltung vorliegt, welche auch ohne die Kontrolle durch Paläontologie und vergleichende Anatomie angewendet werden könnte.

Etwas Wesentliches der Vorgänge am Skelet der Selachierflosse scheint mir darin zu bestehen, daß die Beziehungen der Teile zueinander an ein und demselben Blastem und innerhalb der successiven Entwicklung eben dieses einheitlichen Zellenkomplexes verfolgt wurden. Es ist einleuchtend, daß dort, wo in der Ontogenie mehrere Prozesse ineinander greifen und Produkte des einen mit solchen des andern kombiniert werden, um das Endresultat zu erzielen, viel kompliziertere Bedingungen vorliegen können, als wenn die Entwicklung sich an ein und derselben Gewebsformation vollzieht.

Wir haben in der Flossenentwicklung bei unsern Untersuchungen auch einen Fall dieser zweiten Kategorie kennen gelernt, indem sich zeigte, daß die Radienanlagen des Skelets und die Muskelanlagen der Extremität, welche im ausgebildeten Zustand in einer festen Beziehung zueinander gefunden werden, trotzdem in der Ontogenie völlig unabhängig voneinander entstehen. Dieser Fall hat also für das morphologische Problem besonderes Interesse.

Dasselbe ist zunächst kritischer Art. Denn es zeigt sich, daß über causale Abhängigkeit oder Unabhängigkeit succedenter Entwicklungsstufen voneinander nur durch besondere Untersuchungen Aufschluß gewonnen werden kann, und daß die deskriptiv embryo-

Digitized by Google

logisch gewonnene Voraussetzung von causaler Abhängigkeit in unserm konkreten Fall eine irrtümliche ist. Es ist von W. Roux stets andern Meinungen gegenüber (O. Hertwig, C. Rabl u. a.) mit Recht entgegengehalten worden, daß abhängige Differenzierungen, auch wenn sie deskriptiv noch so offensichtlich scheinen, doch erst durch das Experiment bewiesen werden können, und daß in solchen Fällen, wo das Experiment nachträglich den positiven Beweis liefert, nur zufällig das Richtige auf Grund der deskriptiven Tatsachen vermutet wurde (z. B. 1905, S. 5, 197, 198). Bei der Selachierflosse erschien den meisten Embryologen, welche ihre Genese erforschten, die causale Abhängigkeit der Skeletogenese von der Myogenese so eklatant (vgl. S. 242), daß sie darauf nicht nur weitgreifende phylogenetische Hypothesen gründeten, sondern in ihnen ein besonders geeignetes Instrument erblickten, vergleichend-anatomisch gewonnene Reflexionen zu bekämpfen. Es fällt jedoch durch die hier mitgeteilten experimentellen Ergebnisse der ganze »embryologische Beweis« für die sogenannte metamere Struktur der Selachierflossen in sich zusammen. Ausgehend von der angenommenen Abhängigkeit der Radienentstehung von den Muskelanlagen der Flossen glaubten namentlich C. Rabl und Mollier ungefähr gleichzeitig (1893) ein Beweismittel gefunden zu haben, die ursprüngliche Zusammensetzung des Flossenskelets aus isolierten Knorpelstäben zu demonstrieren. Allen Bemühungen zum Trotz waren diese hypothetischen freien Skeletstäbe nirgends in der Entwicklung der Extremitäten nachzuweisen; ja gerade diese beiden Forscher waren es, deren genaue Untersuchungen die Angaben früherer, wenig exakter Arbeiten, es kämen solche freien Radien in der ganzen Flosse[1] vor, widerlegten. Da nun aber die Muskelanlagen in ihrer ersten Entstehung völlig isolierte Gebilde sind (Dohrnsche Knospen), welche von den metameren Muskelanlagen des Rumpfes aus in die Flossen unmittelbar hineingelangen, so schien die Entstehung des Skelets in Form ebensolcher freier Anlagen auf Grund der vorausgesetzten Abhängigkeit der letzteren von ersteren bewiesen. Die »metamere Struktur« der Flosse sollte darin bestehen, daß Muskeln, Skelet und Nerven der Flossen metamerische Bildungen sind.

Wenn C. Rabl neuerdings noch (1901, S. 475) behauptet hat,

[1] Daß im Meso- und Propterygium freie Radien gefunden werden, wurde paläontologisch (S. 303) und jetzt auch ontogenetisch (Taf. V Fig. 3, *a—c*) klar gelegt. Es kommt hier jedoch nur darauf an, ob das ganze Flossenskelet aus solchen Radien entstanden ist.

Digitized by Google

daß »jeder, der imstande ist, vorurteilslos ein Präparat einer Flossenanlage eines Selachiers zu betrachten«, nicht im Zweifel darüber bleiben könne, daß es sich hier um »vollkommen sicher stehende Tatsachen« handele, so kennzeichnet dies die verhängnisvolle Konsequenz einer Richtung in der Embryologie, welche die Bedeutung mikroskopischer Ergebnisse überschätzt (vgl. auch ROUX, 1905, S. 197) und deren phylogenetische Schlüsse deshalb gegebenen Falls nicht auf Tatsachen oder Präparaten, sondern auf irrtümlichen Voraussetzungen basieren.

Es muß in diesem Zusammenhang auch der »Sclerozonentheorie« von BOLK gedacht werden, welche ebenfalls weitgehende ontogenetische Abhängigkeiten der Muskulatur und des Skelets auf Grund deskriptiver Feststellungen voraussetzt. Die Befunde, auf welche sich BOLK stützt, sind jedoch nicht entwicklungsgeschichtlicher, sondern rein anatomischer Art. Ich bin weit entfernt, die Verdienste dieser überaus subtilen Untersuchungen BOLKS und seines Schülers LUBSEN an sich zu verkennen, halte jedoch eine Besprechung der theoretischen Anschauungen dieser Forscher für geboten, weil dieselben nicht nur von Fachschriftstellern acceptiert wurden (z. B. EISLER, 1895, GRÄFENBERG, 1905), sondern auch bald Eingang in Lehrbücher für Studierende (z. B. RAUBERS Anatomie, 1898, II, S. 566, KOLLMANNS Entwicklungsgeschichte des Menschen, 1898, S. 307) gefunden haben. Die Sachlage wird am besten aus LUBSENS eignen Worten zu erkennen sein, welcher BOLKS Anschauungen und deren Wandlungen neuerdings geschildert hat. Es sei vorausgeschickt, daß die »Sklerozonen« (d. h. dem Skelet anliegende haploneure Muskelbezirke) bei allen Wirbeltieren[1] häufig metamer aufeinander folgen, also eine ähnlich regelmäßige Anordnung zeigen, wie die Myomeren des Rumpfes aller Wirbeltierembryonen und niederer Wirbeltiere überhaupt. LUBSEN sagt (1903, S. 98): »Diese Tatsache ist an sich schon interessant... In viel höherem Maße erregt sie aber unser Interesse, wenn wir auf die genetische Beziehung acht haben, die ihr BOLK beim Menschen zugrunde gelegt hat. In seiner ersten Arbeit über die Beziehungen

[1] BOLK selbst wies dies beim Menschen, LUBSEN bei Amphibien, Reptilien und verschiedenen Säugerfamilien nach, ich selbst zeigte dasselbe bei niederen Fischen (bereits 1892). Das letztere ist von LUBSEN so sehr verkannt worden, daß er behauptet, ich hätte die segmentale Gliederung dieser Art geleugnet (l. c., S. 48). Hierbei, ferner bei den nach KLAATSCH zitierten Auslassungen LUBSENS über Crossopterygier und andern mehr allgemeinen Angaben sind sachliche Irrtümer des Autors so augenfällig, daß ich bloß auf meine früheren Arbeiten zu verweisen brauche.

Digitized by Google

zwischen Skelet und Muskulatur (Morph. Jahrb. Bd. 21, 1894) zog er aus dem Vorhandensein des Sklerozonensystems am menschlichen Beckengürtel drei verschiedene Folgerungen. Erstens, daß die Muskulatur, noch vor ihrer Differenzierung in gesonderte Muskelindividuen, sich am skeletogenen Gewebe einpflanzt, mithin noch in der Form von Myotomen. Zweitens ging aus der Regelmäßigkeit der Aufeinanderfolge der Sklerozonen hervor, daß die Muskeln nach ihrer Anheftung keine Verschiebung über das Skelet erlitten. Drittens schien es zur Erklärung der Verhältnisse notwendig anzunehmen, daß die Skeletstrecke eines jeden Sklerozons sich auch in dem Niveau des entsprechenden Myotoms entwickelt hätte und ihr Bildungsmaterial aus dem gleichen Segmente bezog. In späteren Untersuchungen wurde bald die letztere Folgerung aufgegeben, die beiden ersten blieben erhalten.« Sie wurden jedoch nur auf gewisse Teile der Gliedmaßen von Bolk beschränkt. Mit einigen lokalen Einschränkungen werden sie auch von Lubsen aus seinen Befunden bestätigt.

Es liegt auf der Hand, daß die causale Unabhängigkeit der Skeletentstehung von der Myogenese in der Selachierflosse die generelle, stets von mir bekämpfte, inzwischen von Bolk selbst zurückgezogene Forderung definitiv beseitigt, es müsse aus der segmentalen Anordnung der haploneuren Muskelbezirke (»Sklerozonen«) eine ebensolche Anordnung der Skleroblasten, also eine metamere Gliederung der Skeletanlage, gefolgert werden. Selbst in der sehr eingeschränkten Form, in welcher Lubsen auch heute noch von den Muskeln auf die ursprüngliche Ausdehnung des Skelets schließen zu müssen glaubt (l. c., S. 99), ist eine solche Forderung hinfällig. Es zeigt sich aber auch, daß die beiden andern Annahmen Bolks einer Kritik nicht standhalten. Bei Selachiern sind »Sklerozonen« in der fertigen Flosse geradeso wie bei höheren Vertebratengliedmaßen konstruierbar. Aber ontogenetische Beziehungen der Muskelanlagen zum Skelet irgendwelcher mechanischer Art (wie frühe Verbindung zwischen Skelet- und Muskelanlagen, Fixierung solcher Verbindungen), welche Bolk generell annimmt, sind keineswegs in der typischen Entwicklung dieser Tiere an morphologischen Anzeichen wahrzunehmen, vielmehr nach den experimentellen Befunden auszuschließen, da Muskulatur und Skelet voneinander unabhängig zur Entwicklung kommen. Das »Sklerozonensystem« ist also bei Selachiern auch ohne ontogenetische Wechselwirkung zwischen Skelet und Muskulatur vorhanden, und seine Existenz beweist, daß auch

Digitized by Google

bei höheren Vertebraten haploneure Nervengebiete dieser Art vorkommen können, ohne daß deshalb Forderungen wie diejenigen Bolks erhoben zu werden brauchen.

Die haploneuren Felder in der Gliedmaßenmuskulatur sind gewiß darum nicht weniger interessant. Meiner, schon früher (1899) in Kürze ausgesprochenen Ansicht nach erklären sie sich so, daß die segmentale Rumpfmuskulatur nicht nur bei Selachiern getrennte Bausteine (in Form der metameren Muskelknospen) an die Gliedmaßenanlagen liefert, sondern daß auch bei höheren Tieren, bei welchen derartige metamere Gebilde nicht zu erkennen sind, wahrscheinlich doch eine Gliederung des myogenen Blastems in haploneure Bezirke latent vorhanden ist. Obgleich sich durch Verbindung des Materials dieser Regionen polyneure Muskelindividuen bilden, werden die ursprünglichen Grenzen häufig nicht so weit verwischt, daß nicht doch noch an der Innervation zu erkennen wäre, in welcher Anordnung sich dieselben ursprünglich befanden. Es ist dann diese segmentale Folge der Innervationszonen nichts andres als ein Rest ursprünglicher Zustände, nämlich der metameren Folge der ausganggebenden Rumpfmuskeln, welche die Gliedmaßenmuskulatur auch dann noch festzuhalten vermag, wenn die Muskelindividuen selbst die Grenzen der alten Zonen nicht im geringsten mehr respektieren.

Ob aber das ontogenetische Baumaterial der Tetrapodengliedmaßen in der Tat in seinem Myoblastem, soweit dasselbe einheitlich erscheint, dennoch der Rumpfmetamerie entsprechend gegliedert ist, wie dies von mir angenommen wird, dies ließe sich durch das Experiment prüfen. Gelänge es, bei geeigneten Embryonen einzelne Rumpfmyotome so zu zerstören, daß keine myogenen Elemente aus ihnen in die Gliedmaßenanlagen abfließen können, so wäre zu erwarten, daß entsprechende Bezirke im Myoblastem verödeten. In dieser Weise ist es vielleicht einmal möglich, die Bolkschen »Sklerozonen« bis in die ersten Muskelanlagen hinein zu verfolgen. Übrigens scheint bei Amphibienlarven das Experiment der Regeneration wegen technisch nur schwer ausführbar zu sein. Die Untersuchungen von Esther Byrnes (1898), deren Zerstörungsversuche Myotomteile übrig ließen und auch zu wenig auf das Endresultat des Versuches (Entstehung von Extremitätenmuskeln und Innervation derselben) gerichtet waren, haben meiner Ansicht nach keine Klarheit gebracht. Der Schluß, welchen die Autorin zieht, daß bei Amphibien alle Gliedmaßenteile, auch die Muskeln aus der Somatopleura entständen,

Digitized by Google

scheint mir nicht bewiesen zu sein. Dadurch ist nicht ausgeschlossen, daß andre Objekte und andre Methoden den Versuch ermöglichen.

Jedenfalls besitzen wir im Augenblick gar keine Möglichkeit, aus den Innervationsverhältnissen der Muskulatur eine so generelle Ableitung der Wechselwirkung zwischen Muskeln und Knochen abzuleiten, wie dies Bolk versucht hat, und alle Ableitungen, welche im speziellen von den »Sklerozonen« auf ursprüngliche Verhältnisse des Skelets vorgenommen wurden, sind vage Hypothesen. Es gibt wahrscheinlich wohl eine genetische Myozonie der Gliedmaßenmuskeln. Dagegen gibt es »Sklerozonie« nur insofern, als sich die Muskelzonen auf die Knochen aufmalen und dadurch anschaulich hervorheben lassen. Als Illustrationsmittel bestimmter morphotischer Zustände der Muskulatur hat die »Sklerozonie« ihren bleibenden Wert. Die Bezeichnung ist also nur richtig, wenn sie deskriptiv verstanden wird.

Ist innerhalb der Ontogenie selbst durch die Resultate des Experiments kein Zweifel mehr möglich darüber, daß keine Abhängigkeit zwischen den Muskel- und Skeletanlagen der Selachierflossen besteht, so ist doch damit noch nicht die Frage berührt, wie sich dieser Befund zu dem phylogenetischen Problem verhält. Wir wenden uns jetzt dieser zu.

Unter den vergleichend-morphologischen Beweismitteln findet sich nichts, das eine ursprüngliche Abhängigkeit des Flossenskelets von der Flossenmuskulatur im Gegensatz zur jetzigen Selbstdifferenzierung während der Ontogenese anzunehmen nötigte. Es sind allerdings aus dem embryologischen Entwicklungsgang deskriptiv topographische und numerische Relationen zwischen Muskelanlagen und Skeletanlagen für diese Frage herangezogen worden; es fragt sich, ob solche, auch wenn sie entwicklungsphysiologisch nicht causal miteinander verknüpft sind, doch für eine Zusammengehörigkeit in der Urgeschichte beider Systeme von Wichtigkeit sind. Doch glaube ich in früheren Arbeiten (besonders 1904 A) den Nachweis geliefert zu haben, daß die Zahl der Muskelknospen und Radien — eine dieser angeblich festen Relationen — in gar keinem bestimmten Verhältnis zueinander steht und daß auch die ursprüngliche Lage des metameren Muskelmaterials und der Radien — die andre Relation — nicht irgendwie koinzidiert. Fällt also die Fiktion fort, daß erst in einem bestimmten Stadium, in welchem allerdings zwischen je einem dorsalen und ventralen Musculus radialis ein Radius des Skelets eingeschlossen ist, das Skelet durch Einwirkung der Muskeln er-

Digitized by Google

zeugt würde, so zeigen die vorausgehenden Stufen der Muskelentwicklung deutlich, daß ein allmählicher Verschmelzungsprozeß statt hat, welcher darin endet, daß Skelet und Muskeln manchmal komplett zusammenpassen. Es werden anfänglich meistens viel mehr Muskelknospen von den Rumpfmyomeren geliefert, als später Skeletstäbe und diesen angepaßte Muskelindividuen vorhanden sind. Die von MOLLIER entdeckten Zusammenhänge der Muskelstreifen untereinander, zusammen mit den Verflechtungen der Muskelnerven zeigen, wie sich das Material verschiebt, um die definitive Zahl und Lage der Muskeln zu erzielen. Denn auch die Position der Muskeln und Radien ist häufig anfänglich eine discrepante; selbst in Fällen, wo später Konkordanz in der Lage beider herrscht, ist diese erst allmählich aus Diskordanz entstanden.

Am deutlichsten zeigt sich, daß Flossenskelet und -muskulatur bei Haien ursprünglich unabhängig voneinander sein können, in den vielen Fällen, wo jetzt noch bei recenten ausgewachsenen Tieren keine Konkordanz der Lage zwischen den einzelnen Muskelindividuen und Skeletstäben besteht. Es ist dies z. B. an den Radien des Metapterygium der Fall. Hier führt also die ontogenetische Adaptation der Anlagen beider Systeme zu keiner Konkordanz, wie an andern Stellen des Skelets. Es ziehen die Musculi radiales schräg über mehrere Skeletstäbe hinweg. Sie funktionieren so, daß sie mit ihren Insertionen auf die Hornfäden des Integuments der Flosse wirken und also gar nicht auf eine funktionelle Beeinflussung des knorpeligen Innenskelets der Flosse direkt ausgehen. Da dies bei der Haiflosse fast durchgehends so ist, und Befestigungen der Insertionen der Muskulatur am Innenskelet nur in Anfängen an wenigen Stellen vorhanden sind, dafür aber bei höheren Tieren immer umfänglichere Anheftungen derselben konstatiert werden, so sehen wir, daß die Haiflosse einen relativen Indifferenzzustand in der Entwicklungsreihe darstellt, welche allmählich Extremitätenskelet und -muskulatur in innige Abhängigkeit zueinander bringt. Es ist auch ersichtlich, wie diese Adaptation eingeleitet wird. Es sind die Ursprünge der Muskeln, welche anfänglich vom Rumpf und den in ihm eingebetteten Extremitätengürtel entspringen, dann aber allmählich auf das Innenskelet der freien Flosse übergreifen, und es auf diese Weise verständlich machen, daß die Zahl der definitiven Muskeln mit der Zahl der Gliederungen der Extremität identisch werden. Wurde anfänglich die Extremität nur im ganzen durch Wirkung der Muskeln auf das Integument (Hornfäden) bewegt und war das Innenskelet nichts

Digitized by Google

andres als eine Versteifung der beweglichen Platte, so ist durch das Übergreifen der Befestigungen der Muskulatur auf die Knorpelstützen der Gliedmaßen, welches bei Selachiern noch auf einer niederen Stufe sich befindet, der Weg gefunden, auf welchem durch immer innigere Adaptation die genaue Wechselwirkung zwischen den einzelnen Skeletteilen der höheren Wirbeltiergliedmaßen und ihren Muskeln hervorgingen. Jenes indifferente Integumentalskelet, die Hornfäden und ähnliche Hautbildungen, ging dabei als überflüssig verloren. Alle diese Umformungen lassen sich in ihren Übergängen an den Muskeln der Flossen und vor allem an der zum Schwimmen und Aufstützen benutzten *Ceratodus*-Flosse und andern primitiven Gehwerkzeugen ablesen, wie vergleichende Untersuchungen zeigten (Braus, 1900).

Die recente Selachierflosse enthält also selbst noch den atavistischen Zustand an solchen Stellen, wo weder in der Ontogenie noch im ausgebildeten Zustand Konkordanz zwischen den knorpeligen Skeletstäben derselben und den Muskeln besteht, sondern wo letztere kraft ihrer Wirkung auf das Integumentalskelet lokomotorisch wirken können, trotzdem eine enge Lageanpassung an das Innenskelet noch nicht eingetreten ist. Alle Fälle von Konkordanz sind von diesem Zustand ableitbar.

Die Unabhängigkeit der Differenzierung von Muskel- und Skeletanlagen in der Ontogenie der Scylliidenflosse, welche der experimentelle Eingriff erkennen läßt, hat also ihre Parallele in der phylogenetischen Freiheit der Skeletentwicklung von der Muskelentwicklung in der Selachierflosse überhaupt, wie sie uns die vergleichende Methode gelehrt hat. Es liegt die Vermutung nahe, daß dasselbe Beharrungsvermögen in der Lokalisation der Entwicklungsfaktoren bei der Wiederkehr der Differenzierungsprozesse, welches wir in der Entwicklung des Skelets zu erkennen glaubten, auch hier sich zeigt und daß die Muskelanlagen sowie Skeletanlagen der Scylliidenflosse deshalb Träger ihrer eignen determinierenden Bedingungen und unabhängig voneinander sind, weil sie es palingenetisch waren.

Wir kennen einen andern, sicher erforschten Fall, in welchem Korrelationen verschiedener Gewebsformationen während der Entwicklung zustande kommen, bei dem sich aber im Gegensatz zu der Selbstdifferenzierung von Skelet- und Muskelanlagen der Scylliidenflosse gezeigt hat, daß gleich zu Anfang des ontogenetischen Geschehens abhängige Differenzierung besteht. Es ist dies die Abhängigkeit der Entstehung der Linse des Amphibienauges von der

Digitized by Google

Berührung des Ectoderms durch den cerebralen Augenbecher (S. 295)[1]. Es gibt im *Amphioxus* Einrichtungen, welche als Vorläufer des ausgebildeten Wirbeltierauges gelten können (Boveri, 1904), pigmentierte Zellen, welche lediglich im Centralnervensystem ihren Sitz haben. Die Retina ist also in ihren Anfängen bei diesen niedersten Vertebraten zuerst da. Eine Linse ist auch in ihren ersten Etappen noch nicht gebildet. »Weiterhin ist es auffallend, wie streng die Einfaltung der Epidermis zur Linse mit der becherförmigen Umformung der Augenblase parallel geht, wie z. B. ein Blick auf die Tafeln C. Rabls (1898—1900) lehrt. Wir dürfen aus diesem ontogenetischen Befund den Schluß ziehen, daß die Umbildung der Augenblase in die Becherform auch phylogenetisch von einer entsprechenden Epidermiseinfaltung genau begleitet, daß beides gewissermaßen ein einheitlicher Prozeß war. Die von Spemann (1901) experimentell nachgewiesene Abhängigkeit der Linsenbildung vom Kontakt mit der Augenblase ist dieser Auffassung jedenfalls günstiger als jeder andern« (Boveri, l. c., S. 421). War also phylogenetisch die Linsenbildung des Auges durch die Entstehung und Ausbildung des Augenbechers erst veranlaßt, so liegt auch hier wieder die Tendenz des Organismus zutage, die Träger der Entwicklungsfaktoren, in diesem Fall den Augenbecher, im Besitz dieser Beziehungen zu belassen, so daß heute noch in der Ontogenie von derselben Stelle aus Wirkungen ausgelöst werden, an welche sie palingenetisch fixiert waren.

Es mögen vorläufig diese drei Beispiele genügen, um die Frage zur Diskussion zu stellen, inwieweit sich die Regel als richtig erweist, daß die Lokalisation der Entwicklungsfaktoren in der Ontogenie palingenetische Bedeutung hat. Andre experimentell gewonnene Resultate, welche eine Prüfung ermöglichen, liegen in der Literatur nach meiner Beurteilung derselben nicht vor; sie sind also erst noch zu erzielen. Eine Einschränkung der Regel wird sich aber, so viel läßt sich wohl voraussagen, in solchen Fällen ergeben, wo mehrere differente Gewebsformationen in der Ontogenie zur Bildung eines einheitlichen Organs oder Organkomplexes zusammentreten. Es ist eine große Zahl von Selbstdifferenzierungen

[1] Auf die Tentakelbildung beim *Pluteus* und deren Abhängigkeit vom Skelet (Herbst, Mitth. der Zoolog. Station Neapel. Bd. XI. 1895) gehe ich hier deshalb nicht ein, weil rein larvale Einrichtungen wie diese für unsre Absicht zu große Schwierigkeiten bieten und die Echinodermenentwicklung überhaupt phylogenetisch zu dunkel ist.

Digitized by Google

in der Ontogenie bekannt geworden und unter diesen sind nicht wenige, bei welchen »funktionelle Strukturen« im Sinne Rouxs in dieser Weise embryologisch entstehen. Es sind Bildungen, welche im ausgewachsenen Zustand in hohem Maß der zu leistenden Arbeit angepaßt sind und von welchen deshalb von manchen Autoren angenommen wird, daß sie einst in direkter Wechselwirkung zur Funktion entstanden. Wenn dies so ist und solche Strukturen durch »Vererbung« in der Ontogenie auftauchen, also durch Selbstdifferenzierung angelegt werden, so kann generell die Selbstdifferenzierung nicht eine Folge phylogenetisch unabhängiger Differenzierung sein. Diese Frage, welche von einschneidender Bedeutung für stammesgeschichtliche Probleme ist, will ich im Anschluß an ein besonders deutliches Beispiel von Selbstdifferenzierung (beim Entbindungsmechanismus der vorderen Extremität von *Bombinator*-Larven, kurze Mitteilung 1905 B) in einem besonderen Aufsatze behandeln. Es sei jedoch vorläufig darauf hingewiesen, daß auch dann, wenn in der Ontogenie nicht alle die ursprünglichen Abhängigkeiten mehr vorhanden sind, sondern einzelne Parzellen das vollziehen, was sie früher nur unter Antrieben von andern Stellen her leisten konnten, doch innerhalb der durch weit getriebene Selbstdifferenzierung getrennten Bezirke des embryonalen Organismus noch genug entwicklungsphysiologische Beziehungen werden ermittelt werden können, deren Lokalisation wie in unserm ersten Beispiel von Bedeutung ist für die phylogenetische Frage nach der ursprünglichen Entstehung der Teile.

6. Die allgemeine Entstehung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Skelet und Muskulatur.

Die Untersuchung der Selachierflosse hat zu dem vielleicht überraschenden Resultat geführt, daß das Skelet derselben unabhängig von der Muskulatur entsteht, daß dagegen die Skeletteile unter sich in ihrer Differenzierung abhängig sind. Die Frage ist die, ob dies eine allgemeingültige Bedeutung für die ursprüngliche Ausbildung des Skelets und das anfängliche Verhältnis von Muskel- und Skeletteilen zueinander besitzt. Der Weg, dies zu entscheiden, kann in weiteren Forschungen bestehen, welche zunächst die Abhängigkeits- oder Unabhängigkeitsverhältnisse der individuellen Entwicklungsvorgänge voneinander feststellen. Hier ist noch alles zu tun. Auf vergleichend-morphologischem Gebiet sind dagegen bereits weit

Digitized by Google

reichende Vorarbeiten vorhanden, auf welche hier hingewiesen sei. So entstehen bei Myxinoiden und Petromyzonten die ersten Verknorpelungen des Achsenskelets als Umscheidungen der Nervenaustrittsstellen und ohne direkte topographische Beziehung zu den Rumpfmyomeren. Auch die Skeleteinlagen der primitiven Pinna haben bei diesen Tieren und ebenso bei Selachiern keine feste Relation zu der Segmentation der Rumpfmuskulatur. Schließlich sind bei Haien »Halbwirbel« und andre Erscheinungen der bereits hoch spezialisierten Wirbelsäule nicht in Übereinstimmung mit der Muskelgliederung. Es würde sich also verlohnen, hier weiter zu bauen und auch experimentell zu untersuchen, ob nicht dort, wo das Knorpelskelet zuerst auftrat, am Achsenskelet, anfänglich eine von der Muskulatur unabhängige, nicht metamere Entstehung stattfand und erst die weitere Entwicklung funktionelle Beziehungen zwischen Myomeren und Knorpelinseln herbeiführte, um damit die engen Wechselwirkungen anzubahnen, welche eine metamere Gliederung der Wirbelsäule und ihrer Adnexe, kurzum welche den ganzen definitiven Typus des Wirbeltierskelets im Gefolge hatten.

Vom Knochen wissen wir, daß sein erster Entstehungsherd im Integument gelegen ist, wo er in Form von Placoidschuppen und größeren Panzerstücken bei niederen Fischen zunächst seine ausschließliche Verbreitung findet. Wie die inneren Knochenherde des Körpers entstehen, ob überall, wie in manchen Fällen, in Abhängigkeit von den dermalen Knochen oder auch völlig selbständig, erscheint mir nicht gewiß; und deshalb ist es auch der Untersuchung wert, über die Beziehungen der Knochen und Muskeln in ihren ersten Anfängen nachzuforschen.

Es besteht also die Möglichkeit, daß das, was wir bei der Selachierflosse fanden, allgemeine Bedeutung für die ursprünglichen Zustände im Verhältnis von Muskulatur und Skelet zueinander hat, und daß dereinst, wenn dieses weite Gebiet der Skeleto- und Myogenese in seinen Korrelationen genügend durchforscht sein wird, allgemein die Antwort auf die im Titel dieser Arbeit gestellte Frage eine verneinende sein wird, ebenso wie jetzt auf dem kleinen Gebiet, wo wir sie prüfen konnten.

Digitized by Google

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

Balfour, F. M., On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii, considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London. 1881 A.

—— Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe von B. Vetter. II. Jena 1881 B.

Lo Bianco, Noticie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animale del golfo di Napoli. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. XIII. 1899.

Boveri, Th., Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschrift für Weismann. Jena 1904.

Braus, H., Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmaßenfrage. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXXI. (N. F. XXIV.) Jena 1898.

—— Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. II. Teil. Die paarigen Gliedmaßen. Morph. Jahrbuch. Bd. XXVII. Leipzig 1899.

—— Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Ein Beitrag zur Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. I. (Jenaische Denkschr. Bd. IV.) Jena 1900.

—— Thatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Skelettes der Pinnae und der Visceralbögen. Festschrift für E. Haeckel. Jenaische Denkschr. Bd. XI. Jena 1904 A.

—— Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. Handbuch der vergl. exper. Entwickelungsgesch. der Wirbeltiere. Bd. III. Kap. 5. Jena 1904 B.

—— Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwickelung peripherer Nerven. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVI. Jena 1905 A.

—— Über den Entbindungsmechanismus der vorderen Extremität von Bombinatorlarven. Sitzungsber. des natur-histor. med. Vereins Heidelberg. Münchener med. Wochenschrift. Nr. 36. 1905 B.

Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 6. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. 5. Leipzig 1884.

—— Studien etc. 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Ibidem. Bd. 15. Leipzig 1902.

Eisler, P., Die Homologie der Extremitäten. Morphologische Studien. Abhandlungen naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Bd. 19. Halle 1895.

Digitized by Google

Eismond, J., Experimente an Selachiereiern. Arbeiten aus dem zoot. Labor. der Universität Warschau. 1903. (Russisch.)

Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam und Jena 1888.

— Morphologische Streitfragen. 1. Nervus trochlearis. 2 .Rabl's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage. Morph. Jahrbuch. Bd. XXX. Leipzig 1902.

Fuld, E., Über Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden in Folge Mangels der Vorderbeine. Archiv für Entwickelungsmech. Bd. XI. Leipzig 1901.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.

— Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. 5. Leipzig 1870.

— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig 1898.

Gräfenberg, E., Die Entwicklung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand und der für die Bewegungen der Hand bestimmten Muskeln des Unterarms. Anatom. Hefte. Bd. 30. 1905.

Harrison, R. G., Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Archiv für mikr. Anatomie. Bonn 1895.

— An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog. Americ. Journ. Anatomy. Vol. 3. 1904.

His, W., Über den Keimhof oder Periblast der Selachier. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1897. Leipzig 1897.

Kastschenko, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anzeiger. Bd. 3. Jena 1888.

Keibel, F., Diskussion zu H. Braus: Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandl. der anat. Ges. 18. Versammlung. Jena 1904. S. 66.

King, H., Experimental studies on the eye of the frog embryo. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 19. Leipzig 1904.

v. Koch, Bemerkungen über das Halten von niederen Seetieren. Zool. Garten. Bd. 14. S. 401. 1873.

Kopsch, F., Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllienembryonen. Verhandl. der anat. Ges. 12. Vers. Kiel. Jena 1898.

Lewis, W. H., Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 1. On the origin of the lens. American Journ. anatomy. Vol. 3. 1904.

Lubsen, J., Untersuchungen zur vergleichenden Segmentalanatomie Petrus Camper. II. 1903.

Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte. Bd. 8. Wiesbaden 1893.

Rabl, C., Theorie des Mesoderms 'aus Morph. Jahrbuch. 1892—1896,. Leipzig 1897.

Digitized by Google

Roux, W., Diskussion zu H. Braus: Über die Extremitäten der Selachier. Verhandl. der anat. Ges. 12. Vers. Kiel. Jena 1898. S. 179.

—— Über den Bau und die Entwickelung der Linse. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 63, 65, 67. Leipzig 1898—1900.

—— Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Ibidem. Bd. 70. Leipzig 1901.

v. Rautenfeld, Morphologische Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Dissert. Dorpat 1882.

Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. I, II. Leipzig 1895.

—— Diskussion zu H. Braus: Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven Verhandl. der anat. Ges. 18. Vers. Jena 1904.

—— Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft I. Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905.

Rückert, J., Diskussion über den Vortrag des Herrn His: Über Längsverwachsung des Embryo. Verhandl. der anat. Ges. Vers. München. Jena 1891.

Ruge, E., Die Entwicklungsgeschichte des Skeletes der vorderen Extremität von Spinax niger. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXX. Leipzig 1902.

Schaper, A., Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. 2. Teil. Schaper und Cohen, Über zellproliferatorische Wachstumscentren. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 19. 1905.

Spemann, H., Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zoolog. Anzeiger. Bd. 28. 1905. (Dort auch litterarische Angaben über frühere Arbeiten des Autors über Correlationen in der Entwicklung des Auges. 1901—1904.)

Weinberg, Referat über J. Eismond: Experimente an Selachiereiern s. o. G. Schwalbe, Jahresber. Anat. Entw.-Gesch. Bd. 9. Abt. 2. S. 283. Jena 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Photographische Aufnahmen von Selachierembryonen. Die Doppelfig. 4 und 5 sind stereoskopische Aufnahmen mit der Drünerschen Kamera (Zeiss-Jena). »Zur Betrachtung derselben gehört eine einfache Brille, in welche Konvexprismen mit nach außen gekehrter Basis eingesetzt sind . . . Auch das Frontbrett eines gewöhnlichen Stereoskops kann nach Entfernung des Bildträgers zur Betrachtung im Buche benutzt werden. Endlich führt auch ein einfaches planes Prisma (etwa Nr. 12), welches mit nach außen gekehrter Basis vor eins der Augen gehalten wird, zum Ziel, wenn man auf eine Vergrößerung verzichtet« (Drüner, Über Mikrostereoskopie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 17. S. 290.

Digitized by Google

Fig. 1. Embryo von *Scyllium canicula* mit operierter linker Brustflosse (vergrößertes Stück nach der in Fig. 3 in toto abgebildeten Originalaufnahme). Die linke Brustflosse besteht aus zwei getrennten Lappen. Vergr. 11 mal.

Fig. 2. Embryo von *Pristiurus melanostomus* mit operierter linker Brustflosse (Stück des in Fig. 4 in toto abgebildeten Embryo). Originalaufnahme. Die linke Brustflosse ist an ihrem Vorderrand eingeschnitten. Die rechte Flosse läßt die Muskelstreifen eben erkennen (auf der Platte sind dieselben bei beiden Flossen deutlich). Verg. 11 mal.

Fig. 3. Embryo von *Scyllium canicula* (Journal A 3 04). Vergr. $1^1/_2$ mal.

Fig. 4. Embryo von *Pristiurus melanostomus* (Journal E_2 05). Stereoskopische Aufnahme. Vergr. $1^1/_2$ mal.

Fig. 5. Embryo von *Pristiurus melanostomus* (Journal E_3 05). Stereoskopische Aufnahme. Vergr. 4 mal.

Tafel V.

(Die Tafel hat Hochformat [hier quer eingeheftet] und entspricht nur in dieser Stellung den Textfiguren und Fig. 1 und 2 Taf. IV.)

Rekonstruktionen der normalen und operierten Brustflosse eines Embryo von *Pristiurus melanostomus* (Photographie siehe Taf. IV Fig. 4 und 2 und Beschreibung Text S. 260). Originalrekonstruktionen nach KASTSCHENKO, sämtlich bei 105facher Vergrößerung, in Lichtdruck auf etwa $^4/_5$ verkleinert. Die beiden Brustflossen sind (ganz wie in Taf. IV Fig. 2) von der ventralen Seite dargestellt, in ihrer natürlichen Lage, jedoch so einander genähert, daß der vom Dottersackstiel eingenommene Zwischenraum weggedacht ist. In Fig. 1 und 2 sind die ventralen Muskelanlagen, welche man teilweise auch am intakten Tier durch die Epidermis hindurchsieht, durch Rekonstruktion eingezeichnet und mit rotem Überdruck hervorgehoben. In Fig. 3 und 4 sind die Vorknorpelanlagen graphisch isoliert wiedergegeben. Sie sind entsprechend den Fig. 1 und 2 orientiert (in Textfig. 7, 8, S. 262 und 265 sind dieselben Muskel- und Skeletanlagen in ihrer topographischen Situation direkt dargestellt).

Fig. 1. Operierte Brustflosse, *Sp* Spalt, der teils offen, teils in eine Epithelplatte *A* im Innern der Flosse fortgesetzt ist. *B* solide Epithellamelle im Innern der Flosse. Den der Körperwand angehörigen Rand des Bildes nehmen zwei ventrale Enden von Rumpfmyotomen und eine Lamelle aus durchschnittenen Myomeren ein. Den freien Rand umsäumt der epitheliale Flossensaum.

Fig. 2. Normale Brustflosse, in etwas schrägerer Stellung als Fig. 1, wie an der Aufsicht auf die ventralen freien Myotomenden ersichtlich ist. Sonst wie Fig. 1.

Fig. 3. Skeletanlage der operierten Extremität. Sie besteht aus Vorknorpel. *Sch* Schultergürtel (Coracoid), in totaler Verkürzung. *G* Gefäßkanal im Schultergürtel. *N* Nerv, welcher den Schultergürtel durchquert. *Bp* Basipterygium der freien Flosse. Über die Bezeichnung der Radien vgl. Textfig. 7.

Fig. 4. Dasselbe aus der normalen Extremität, mit denselben Bezeichnungen. Über die Bezifferung der Radien siehe Textfig. 8.

Digitized by Google

Tafel VI.

Die Art der Darstellung analog der vorhergehenden Tafel (vgl. Erklärungen zu dieser). Vier Rekonstruktionen der normalen und operierten Brustflosse eines Embryo von *Scyllium canicula* abgebildet (Photographie Taf. IV Fig. 3 und 1, welche jedoch die Flossen in etwas andrer Stellung zeigt als die Rekonstruktionen dieser Tafel; vgl. dazu Text S. 275; Beschreibung des Embryo siehe Text S. 273). Originalvergrößerung sämtlicher Rekonstruktionen 100fach, im Lichtdruck auf etwa $^4/_5$ verkleinert. Fig. 3 *b* gibt eine Partie von Fig. 3 *a* nach einem Wachsmodell wieder, und zwar so gegen die Ansicht der Fig. 3 *a* gedreht, daß die Radien in die Fläche des Papiers fallen. Die übrigen Figuren sind graphische Rekonstruktionen nach KASTSCHENKO. In den Skeletanlagen sind die in Verknorpelung begriffenen Stellen mit blauem Überdruck hervorgehoben; Farben sonst wie auf Taf. V. Die Topographie der Muskel- und Skeletanlagen geht aus den direkten Rekonstruktionen Textfig. 9 und 10 (S. 275) hervor, welche dieselben Figuren, wie die hier dargestellten, vereinigt wiedergeben.

Fig. 1. Operierte Brustflosse. Am medialen Rand vier einzelne, angeschnittene Rumpfmyotome.

Fig. 2. Normale Brustflosse. Platte der Rumpfmyotome ohne Gliederung in die einzelnen Myomeren dargestellt.

Fig. 3. Skelet der operierten Extremität. *a* in der mit Fig. 1 übereinstimmenden Stellung, *b* ein Stück um etwa 45° gedreht.

Fig. 4. Skelet der normalen Extremität.

Bezeichnungen wie in Taf. V. Über die griechischen Buchstaben vgl. Textfigur 9 und 10. *prB* primäres Basale, *sB* sekundäres Basale, *G* Gelenkfortsatz des Schultergürtels, *P'* normal ungegliederte und *P* normal gegliederte, hier jedoch ungegliederte Platte des skeletogenen Blastems.

Digitized by Google

Inhaltsverzeichnis.

Seite

1. Enge Wechselwirkungen zwischen Muskulatur und Skelet im allgemeinen 240
2. Ausgangspunkt und Idee der Versuchsanordnung 246
3. Material und Methodik der Operationen 249
4. Spezielle Ergebnisse an incidierten Selachierflossen. 256
   a. Resultat der parallel zur Flossenbasis (nach dem Schema der Textfig. 1) vorgenommenen Zerschneidung 260
   b. Resultat der senkrecht zur Flossenbasis (nach dem Schema der Textfigur 2) vorgenommenen Zerschneidung 273
5. Verwertung der Ergebnisse für allgemeinere Fragen mit besonderer Berücksichtigung phylogenetischer Probleme 288
   a. Zusammenstellung der Resultate experimenteller Eingriffe an Scyllii-denflossen 288
   b. Übersicht über die normale Entwicklungsgeschichte der Brustflosse von Haiembryonen. 290
   c. Abhängige Differenzierung und Selbstdifferenzierung der Bildungsbestandteile der Flosse. 293
   d. Bedeutung der Ergebnisse für die Phylogenie der Extremitäten . . 299
6. Die allgemeine Entstehung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Skelet und Muskulatur. 314

Digitized by Google

Über Variationen am Tuberculum articulare des Kiefergelenks des Menschen und ihre morphologische Bedeutung.

Von

Dr. Wilhelm Lubosch,

Privatdozenten und Assistenten am anatomischen Institut der Universität Jena.

Mit 16 Figuren im Text[1].

Unter den zahlreichen Aufgaben, die uns die vergleichende Untersuchung der Gelenke stellt, steht diejenige obenan, die Einflüsse zu ermitteln, unter denen sich die Formen der Gelenkflächen differenzieren. Wir sind in dieser Frage fast einzig und allein auf Reflexion angewiesen, während die Beobachtung uns hier bis auf wenige Fälle kein Material liefert. Die beiden großen Quellen unsrer Erfahrung versagen hier, da die Ontogenese uns die Gelenke des tierischen Körpers schon in der typischen Form ihrer Flächen von vornherein angelegt zeigt und da die Phylogenese uns meist bereits die Gelenke der Amphibien mit den uns von Säugetieren her bekannten Gelenkformen zeigt. Nur in einigen Fällen bietet sich bei diesen uralten Einrichtungen des Gnathostomenkörpers die Möglichkeit auf vergleichend-anatomischem Wege die Umbildung und ihre Ursachen einigermaßen zu verfolgen, wie das z. B. Tornier für das Ellbogengelenk und das Talo-calcaneo-navicular-Gelenk gezeigt hat. An die Stelle ausreichender Beobachtungen ist die Reflexion getreten und hat in Verbindung mit sinnreichen Experimenten die

[1] Von Herrn Ad. Giltsch (außer Fig. 6 und 13) in natürlicher Größe gezeichnet. Die Photogramme der Fig. 13 sind von Herrn Giltsch jun. aufgenommen worden.

Digitized by Google

Einflüsse zu ermitteln gesucht, die höchstwahrscheinlich für die Ausbildung einer Gelenkfläche maßgebend sind.

Seit längerer Zeit beschäftigen mich Fragen der vergleichenden Anatomie der Gelenke und auch das Kiefergelenk der Säugetiere wurde einer Untersuchung unterzogen. Im Verlaufe dieser Untersuchungen erschien mir die Möglichkeit gegeben, die Formen dieses Gelenkes als Material zur Entscheidung der eingangs erwähnten Frage zu benutzen. Denn die Sonderstellung, die dies Gelenk als durchaus recentes, gegenüber jenen uralten Gelenken einnimmt, ferner die so verschiedenartigen Kaumechanismen der Säugetiere gaben Hoffnung, hier beobachten zu können, in welcher Weise sich die etwa vererbten Zustände primitiver Einrichtungen mit Anpassungen an neue Funktionen vereinigten, sei es zur Fortbildung, sei es zur Umbildung, sei es zur Rückbildung einzelner Teile des Gelenkes. Obwohl die alten vergleichend-anatomischen Werke von Cuvier, Meckel, Milne-Edwards, d'Alton, Home u. a. m. zahlreiche Beschreibungen der Kiefergelenke von Säugetieren geben, ist mir keine neuere Arbeit bekannt geworden, die auf Grund solcher Beschreibungen gerade dieser Frage nachginge und so wurde die Untersuchung von mir in Angriff genommen und in einigen Teilen bereits abgeschlossen. In nächster Zeit werde ich hierauf zurückkommen, da die Darstellung der Ergebnisse auch auf andre Fragen, vor allem die des Meniscus, Rücksicht zu nehmen haben wird; für jetzt möchte ich auf einen Befund hinweisen, den ich am menschlichen Schädel gemacht habe und der aus diesem Grunde seine gesonderte Darstellung nicht unmotiviert erscheinen läßt.

I. Mitteilungen über das Kiefergelenk der Säugetiere und Befunde am menschlichen Kiefergelenk.

Bevor ich näher darauf eingehe, möchte ich in Kürze das Wesentlichste meiner Untersuchungsergebnisse mitteilen, soweit sie sich auf die knöcherne Gelenkfläche des macerierten Säugetierschädels beziehen. Hier ist es möglich, zwei Abschnitte in vergleichender Hinsicht zu unterscheiden, die wir als Fossa glenoidalis und Facies praeglenoidalis bezeichnen müssen. Die Fossa glenoidalis ist der älteste, bereits bei Monotremen vorhandene Teil. Er empfängt seine hintere Begrenzung von einem Knochenhaken, Processus retrofoveolaris (Schwalbe), sog. Conus articularis von Meyer (65), der bei Marsupialiern auftritt. Er erhält sich

Digitized by Google

bis zu den Anthropoiden konstant und bewirkt eine Entfernung des Unterkieferkopfes vom Os tympanicum.

Der zweite Abschnitt, die Facies praeglenoidalis, ist jüngeren Ursprungs; bei pflanzenfressenden Beuteltieren wird sie zuerst gefunden und zeigt nun in der gesamten Säugetierreihe die eigentümlichsten Umbildungen, die zu den Gelenkformen der Nager, Carnivoren und Prosimier hinführen. Es ist möglich, durch das Studium des überaus reichlichen Schädelmaterials der hiesigen Sammlung diese beiden Momente mit Sicherheit festzustellen: Einmal die Konstanz der Fossa glenoidalis und zweitens die Umbildung der Facies praeglenoidalis. An dieser im wesentlichen spielen sich Veränderungen ab, die in Anpassung an neue Funktionen des Kiefers entstehen.

Unter diesen Umständen hatten gewisse Variationen für mich Interesse, die sich am Kiefergelenk des Menschen und zwar an demjenigen Teil finden, der als Tuberculum articulare bezeichnet wird. Ich habe dieser Variationen nur an einigen Stellen Erwähnung gefunden, ohne daß dort ihre Bedeutung erkannt worden wäre. So sagt Meyer in seiner Abhandlung über das Kiefergelenk (65, S. 730), man dürfe nicht das erste beste Gelenk nehmen, um die von ihm gemachten Angaben nachzuprüfen, sondern müsse ein Exemplar wählen, das in den charakteristischen Formen ausgebildet sei. Henke (63) erwähnt, daß das Tuberculum articulare in seiner Höhe sich verschieden verhalten, ein größeres Stück eines kleineren Kreises oder ein kleineres Stück eines größeren sein könne. Auch Langer (60) erwähnt individuelle Variationen in der Höhe des Tuberculum (S. 465).

Das Tuberculum articulare, wie es in der Mehrzahl der Fälle vorkommt, ist in Fig. 1 abgebildet. Die vordere Wurzel des Jochfortsatzes bildet einen querliegenden, von außen vorn nach innen hinten verlaufenden Wulst, der durch eine Einsenkung in zwei ungleich breite und ungleich lange Abschnitte gesondert ist. Die hinter dem Tuberculum articulare als vorderer Grenze gelegene Fossa glenoidalis ist mäßig tief, oft an ihrem Boden durchscheinend und häufig in eine Impression des Os tympanicum fortgesetzt. Die hintere Grenze bildet das Tympanicum und — lateral — ein Zapfen: Conus articularis. Außen wird die Grube oft durch eine sanfte Erhebung des Proc. jugalis abgegrenzt, medial durch eine Erhebung des großen Keilbeinflügels, dessen Spina angularis in nächste Nachbarschaft zum Gelenk tritt.

Digitized by Google

Diese Beschreibung stimmt zu den meisten in der Literatur mir bekannt gewordenen Darstellungen. Als »querliegender Wulst« wird das Tuber articulare in den meisten Fällen geschildert, so unter den älteren Autoren von Mayer (1785), Hempel (1801), Oechy (1805), Bock (1838), Hildebrandt (1830), Hollstein (1852). Auch die neueren Lehrbücher der Anatomie sagen nicht mehr (Hyrtl [85], Langer-Toldt [93], Gegenbaur [03], Spee [96]).

Fig. 1.

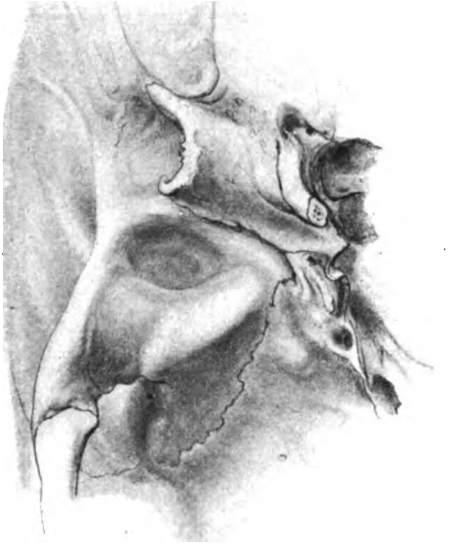


Abbildung des linken Kiefergelenks vom Schädel 1205/475 der anatomischen Sammlung.

Beachtet man nun eine größere Zahl von Schädeln, so zeigt sich, daß die drei wesentlichen Bestandteile: die Grube, das Tuberculum und der Processus conoides eigentlich an jedem Schädel anders geformt sind, so daß es anfänglich schwer erscheint, hierin überhaupt mehr zu sehen, als untergeordnete Variationen von beträchtlicher Variationsbreite. Legen wir nun zunächst einzig Wert auf das Tuberculum articulare, so ist festzustellen, daß es namentlich in zwei Richtungen variiert. Hinsichtlich seiner Ausdehnung und Gliederung, sowie vor allem in seiner Höhe. Die Variationen nach Ausdehnung und Gliederung sollen im Anhang kurz betrachtet werden, da sie mir nicht in dem Maße wesentlich erscheinen, als die Variationen in der Höhe des Tuberculum articulare, die hier einer Erörterung unterzogen seien.

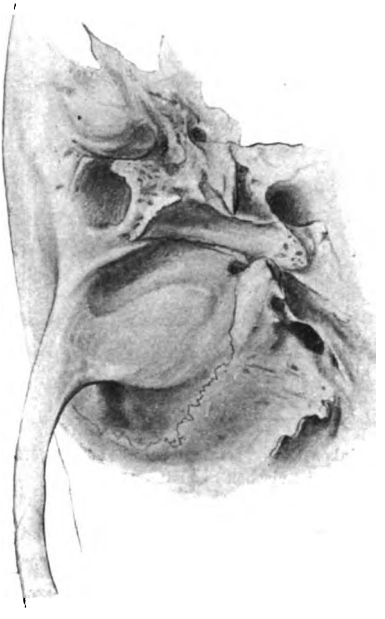
Es stellt sich hier, wenn wir sämtliche untersuchten Schädel uns nebeneinander denken, eine kontinuierliche Reihe von Höhenmaßen dar, so daß man nur künstlich eine Einteilung vornehmen kann. Indes gewinnt man dadurch zwei extreme und eine mittlere, also drei Gruppen, daß man die Grenzfälle allein ins Auge faßt und alles, was sich ihnen annähern läßt, aussondert. So erhält man dann zwei, zwar wenig umfangreiche, aber hinsichtlich der Höhe

Digitized by Google

des Tuberculum annähernd einheitliche Gruppen, zwischen denen die mittlere mit sehr gemischten Charakteren steht, die zugleich auch die andern Variationen der Ausdehnung und Gliederung umfaßt.

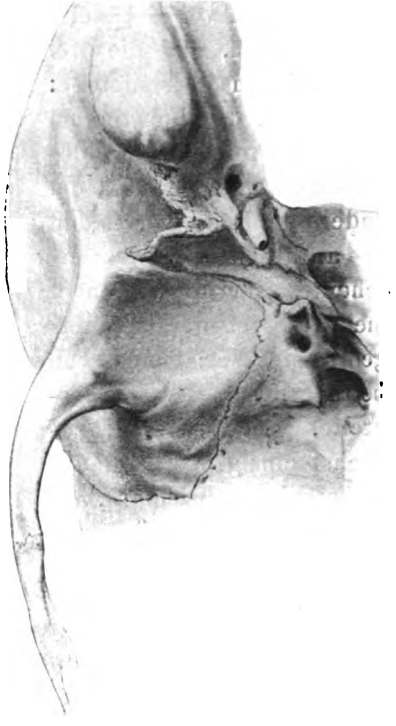
Beispiele für die beiden extremen Gruppen sind in Fig. 2 und 5 abgebildet. In Fig. 2 handelt es sich um eine ziemlich breite, leicht erhabene Fläche. Ihre Grenze gegen die Grube gewährt beim

Fig. 2.



Schädel 98/407.

Fig. 3.



Schädel eines Indianers. 1644/25.

Abtasten nur den Eindruck einer niedrigen Kante. Lateral ist die Fläche gegen den Jochfortsatz hin leicht erhöht, desgleichen medial. Die Gelenkgrube ist eng, der Processus conoides sehr stark, stärker als in Fig. 1, ebenso auch die Spina angularis sehr hervorragend. Zu der Gruppe dieser niedrigen Tubercula habe ich dann ferner diejenigen Fälle gerechnet, die in Fig. 3 und 4 dargestellt sind. In Fig. 3 liegt an Stelle des Tuberculum articulare überhaupt nur eine schwache

Digitized by Google

Erhebung, die eigentlich nur lateral eine Art Abgrenzung gegen die Grube erkennen läßt, während medial der flache Wulst kontinuierlich in die Grube übergeht. Auch Fig. 4 zeigt ein ähnliches Verhalten, indes unklar, weil es sich um die Abbildung eines Papiermachéschädels handelt.

In durchaus andrer Weise erscheint uns das andre Extrem,

Fig. 4. Fig. 5.

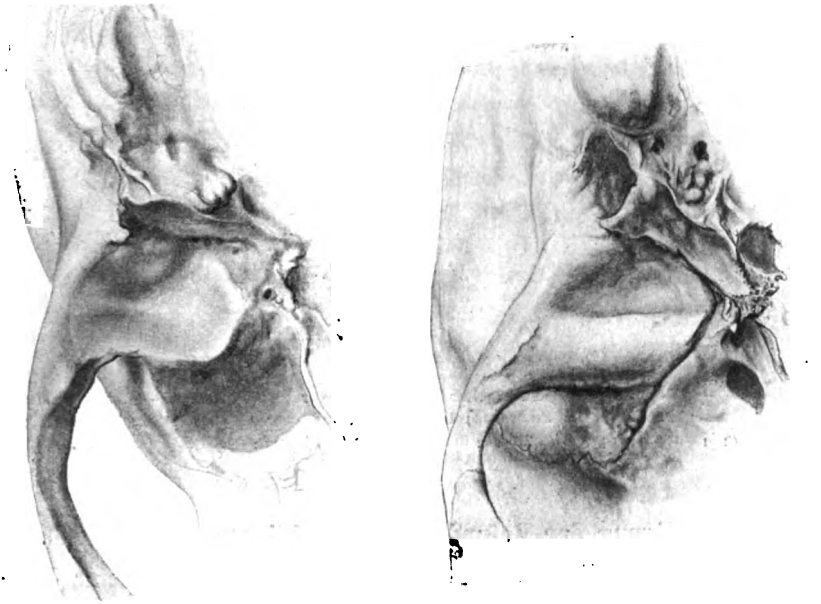


Fig. 4. Abbildung des Papiermachémodells eines Schädels von der Algadonbai. 1108/435.
Fig. 5. Schädel 2537/730.

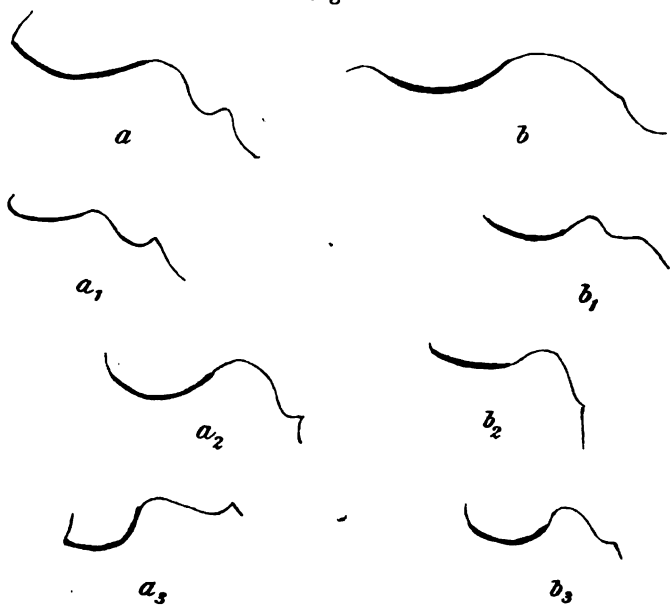
wie Fig. 5 darstellt. Hier ist die Grube sehr tief, und das Tuberculum liegt als eine hohe, durch keinerlei Einsenkung vertiefte Rolle davor. Es sei ferner beachtet, daß der vom Tuberculum eingenommene Raum von vorn nach hinten hier bedeutend schmaler ist, als in Fig. 1 und 2.

Instruktiv sind Profillinien des Gelenks, die das Geschilderte noch mehr verdeutlichen. Gewonnen wurden diese Linien durch Gipsabgüsse, die in zwei verschiedenen Sagittalebenen mit der Laub-

Digitized by Google

säge zersägt wurden. Die entstandenen Formen gelangten durch Blaupapier zum Abdruck.

Fig. 6.



Profillinien a—a_3 lateral durch Tuberculum und Processus retrofoveolaris. b—b_3 mitten durch das Tuberculum einwärts vom Processus retrofoveolaris, und zwar $a\,b$ vom Kiefergelenk der Fig. 11, $a_1\,b_1$ durch das der Fig. 2, $a_2\,b_2$ durch das der Fig. 1, $a_3\,b_3$ durch das der Fig. 5.

II. Würdigung der Befunde am menschlichen Kiefergelenk.

Dies waren die Beobachtungen, die mich zu weiterer Nachforschung veranlaßten. Es war auffällig, daß an demselben Gelenkteil, der sich als Facies praeglenoidalis bei Säugetieren variabel und als Grundlage der für die einzelnen Ordnungen typischen Gelenkform erwiesen hatte, nun auch hier Variationen auftraten, und es ergab sich für mich der Schluß, daß hier eine beim Menschen sich weiterbildende, werdende Gelenkfläche vor uns liege. Die weiteren Untersuchungen mußten also darauf gerichtet sein, dies zu erweisen und ferner den Gründen der Umbildung nachzugehen.

Zunächst: Woran können wir überhaupt erkennen, daß es sich hier um eine einsinnige, in einer bestimmten Richtung erfolgende Weiterbildung handle und nicht vielmehr um eine bedeutungslose, beliebige, in der Wachstumsenergie des Schläfenbeins liegende

Digitized by Google

Variation? Ich stütze mich hierbei auf drei Faktoren, die Ontogenese, die Phylogenese und die gelegentlichen Beobachtungen einiger gleichzeitiger Variationen in der Nachbarschaft des Gelenks. Was die Ontogenese anlangt, so hat vor kurzem KJELLBERG (04) gezeigt, daß in der embryonalen Entwicklung des menschlichen Kiefergelenks überhaupt kein Tuberculum articulare angelegt wird. Nun könnte gesagt werden, es sei KJELLBERGS Material zu klein gewesen um das zu entscheiden; wenn man etwa 100 Kiefergelenke aus allen embryonalen Monaten untersuche, wenn man nicht nur einheitliches Material nehme, sondern verschiedenster Herkunft, Rasse usw. — so könnte man vielleicht doch irgendwo und irgendwann die Anlage eines Tuberculum beobachten. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist gering, da ich in sämtlichen Schädeln von Neugeborenen des hiesigen Instituts keinerlei Andeutung eines Tuberculum gefunden, vielmehr alle überaus gleichartig wie Fig. 7 darstellt, sich verhaltend gefunden habe. Angedeutet ist die Fossa glenoidalis, der starke Conus articularis, sowie eine glatte Facies praeglenoidalis. Die folgende Fig. 8 stellt das Verhalten im Profil nach einem Gipsabguß dar. Die ganze Gelenkfläche mit der Nachbarschaft des Annulus tympanicus gleicht geradezu der von *Echidna*, wovon man sich durch Betrachtung einer *Echidna*-Schädelbasis leicht überzeugen kann. Interessant sind ferner der fast sagittale Verlauf der Sutura sphenopetrosa und der ebenso fast horizontale der GLASERschen Spalte,

Fig. 7.

Schädel 2345/738.

Eigentümlichkeiten, die im Gegensatz zu der Verlaufsrichtung derselben Nähte beim erwachsenen recenten Menschen KLAATSCH (02a) als Merkmale des diluvialen Menschen- und Anthropoiden-Schädels aufgewiesen hat. Noch die Gelenkfläche des Schädels eines 9 Monate alten Kindes zeigt eine Form, wie annähernd oben in Fig. 3 gezeigt worden ist. Auch hier (Fig. 9) ist die Höhe des Processus conoides, die Nahtrichtung und die mangelnde Differenzierung der Facies praeglenoidalis charakteristisch (vgl. auch das Profil Fig. 10). Ähnliche

Fig. 8.

Digitized by Google

Verhältnisse zeigten nicht nur die Schädel des ersten Lebensjahres, sondern überhaupt sämtliche von mir daraufhin betrachteten infantilen Schädel. Außer diesen Beobachtungen ist sodann die Mitteilung von LANGER beweisend, der das fehlende Tuberculum als Eigentümlichkeit des infantilen Schädels bezeichnet (S. 469).

Fig. 9.

Schädel eines 9 Monate alten Kindes.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 11. Gelenkfläche vom Schädel eines erwachsenen Gorilla aus der Sammlung des anat. Instituts.

Zeigt uns also die Ontogenese den Mangel eines Tuberculum, so zeigt uns weiter der Vergleich mit dem Schädel der Anthropoiden innige Beziehungen zwischen der Form des Tuberculum hier und der in Fig. 2 abgebildeten. In Fig. 11 sind diese Verhältnisse bei einem erwachsenen Gorilla dargestellt. Die Facies praeglenoidalis liegt hier vor einer sehr engen Grube. Sie ist, wie auch die Profilbilder (vgl. Fig. 6 *a b*) zeigen, namentlich in der Mitte so flach, daß sie hier fast ohne Grenze in das Niveau der Grube eintritt.

Digitized by Google

Lateral und medial liegen stärkere Wulstungen vor. Ein mächtiger Proc. retroglenoidalis trennt die Grube vom Tympanicum, während medial der Kopf des Unterkiefers das Tympanicum eindrückt. Auch die beträchtliche Breite in der Sagittalrichtung kommt hier wie in Fig. 2 wohl zum Ausdruck.

Ontogenese und Phylogenese weisen also den beiden extremen Variationen einen morphologischen Wert zu, indem die flache Form sich als eine solche erweist, in der primitivere Zustände anklingen, was sich drittens auch daran zeigt, daß hin und wieder gleichzeitige Variationen hinzutreten, die diese Auffassung stützen. So findet sich häufig — wenn auch nicht immer — die Kombination eines mächtigen Processus retroglenoidalis und einer sehr engen Fossa glenoidalis bei flachem Tuberculum, während dieselbe Kombination bei den von mir beobachteten Fällen eines hohen Tuberculum nie vorkam. Ferner fand sich einige Male eine beträchtlich starke Spina angularis in der medialen Grenze der Gelenkgrube, und auch dies nur bei niedrigem Tuberculum, nie bei hohem. Die Gesamtheit all dieser Gründe scheint mir hinzureichen, um in den durch Fig. 2 und Fig. 5 dargestellten Variationen mehr zu sehen, als belanglose Schwankungen. Wir können mit hoher Wahrscheinlichkeit annehmen, daß es sich um Phasen eines Entwicklungsvorganges handelt, der sich gegenwärtig an der Gelenkfläche des menschlichen Kiefergelenks vollzieht und der in dem Stadium eines hohen, schmalen, nicht eingesenkten Tuberculum zu einem gewissen Ende gelangt ist.

III. Untersuchung der Ursachen, die auf die Höhe des Tuberculum articulare von Einfluß sein könnten.

Damit war der eine Teil der Aufgabe, die sich ergeben hatte, erledigt und es ergab sich die weitere Aufgabe, nunmehr den Gründen für diese Umbildung nachzugehen.

Zwei Ursachen allein konnten hier in Betracht kommen: Zunächst liegt es, an die Einflüsse der Kaubewegung zu denken und sich vorzustellen, daß eine individuell verschiedene Anordnung des Zahnapparats auch eine andre Ausbildung der Gelenkflächen bedinge. Neben dieser sich uns zu allererst darbietenden Ursache konnten sodann aber auch die gesamten Schädelverhältnisse als wirksam angesehen werden. Denn sie konnten in zwiefacher Hinsicht in Betracht kommen, indem sie auch ihrerseits individuell abweichende Stellungen der Kiefer herbeiführten, aber auch dadurch,

Digitized by Google

daß sie durch direkte Umgestaltung des Schläfenbeins eine Änderung in der Form der Gelenkfläche bewirkten. Es sei in erster Linie der Einfluß der Schädelform einer Untersuchung unterzogen.

a. Die Schädelform.

Um einen Einblick in etwa bestehende Unterschiede der Schädelform zu gewinnen, wurde eine craniometrische Untersuchung an demjenigen Material, das meiner Mitteilung zugrunde liegt, angestellt. Dies Material bestand in 300 Schädeln, die wegen besonderer Merkmale zu einer Sammlung zusammengestellt sich im hiesigen Institut vorfinden. Der Hauptsache nach sind es Schädel hiesiger Leichen, also hinsichtlich ihrer thüringischen Heimat gleichartig sich verhaltende. Fast jeder Schädel trägt irgend ein Merkmal, das ihn bedeutsam macht, wie seltene Kopfform, Schaltknochen, abnorme Verwachsungen, Schiefheit einzelner Teile usw. usw. Zu diesen Thüringer Schädeln kommt noch eine geringe Anzahl von Rassenschädeln, so daß das Material wenig gleichartig ist und sich zu craniologischen Schlüssen nicht eignet. Da sich indes zeigte, daß die zur Untersuchung stehenden Formen des Tuberculum articulare bei all diesen Schädeln scheinbar regellos vorkamen, so konnte gerade die bunte Mannigfaltigkeit der Schädel zum Anhalt dafür dienen, welche Momente für das Zustandekommen der einen oder andern Form nicht nötig seien.

Was die Anzahl betrifft, in der die Variationen vorkamen, so fand ich unter 300 Schädeln 31 mit hohem, 58 mit niedrigen Tuberc. art., so daß sich die Prozentzahlen

hoch in	10,3 %
normal in	70,4 %
niedrig in	19,3 %

ergeben. Da nun die weiteren Zählungen und Messungen an je 31 und 58 Schädeln vorzunehmen waren, so ist es klar, daß diese geringen Zahlen die individuellen Verhältnisse übermäßig hervortreten, die typischen, etwa charakteristischen Merkmale dagegen nur ausnahmsweis enthüllen können. Was ich nachstehend mitteilen kann, wird daher, selbst wo es negativ ist, kein abschließendes Urteil herbeiführen können.

Nach Lebensalter und Geschlecht schienen mir die Schädel einen deutlichen Hinweis zu bieten. Unter den 31 Schädeln mit hohem Tuberculum fanden sich 19 männliche und 3 weibliche Schädel; bei

Digitized by Google

9 Schädeln konnte das Geschlecht nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Unter den Schädeln mit niedrigem Tuberculum wurden dagegen 15 als männliche, 24 als weibliche und 9 nicht mit Sicherheit bestimmt; die infantilen Schädel dieser Gruppe wurden nicht mitgezählt. Zweifellos also stellten die weiblichen Schädel einen verhältnismäßig größeren Anteil zu den Schädeln mit flachem Tuberculum articulare. Hinsichtlich des Lebensalters fanden sich

1) bei hohem Tuberculum

infantile	Schädel	0
juvenile	-	1
adulte	-	15
mature	-	13
senile	-	2

2) bei niedrigem Tuberculum

infantile	Schädel	9
juvenile	-	7
adulte	-	23
mature	-	10
senile	-	6

Zu diesen Zahlen ist zu bemerken, daß absichtlich von den infantilen Schädeln, die, wie oben erwähnt, überhaupt kein Tuberculum besitzen, einige zu den 300 Schädeln hinzugenommen worden waren, um einen Vergleich der Zahlen herbeizuführen. Von Interesse sind die beiden Greisenschädel, die ein hohes Tuberculum zeigten. Bei ihnen fehlten alle Zähne, sogar der Processus alveolaris des Oberkiefers war völlig resorbiert. Sie können so zur Widerlegung der Mutmaßung dienen, daß ein hohes Tuberculum ein Attribut nur des zahntragenden Schädels reifen Alters sei. Einzig und allein wichtig erscheint aber die Tatsache, daß bei juvenilen Schädeln sich häufiger ein niedriges, sehr selten ein hohes Tuberculum findet. Auch dies Faktum wird dadurch verständlich, daß wir das jugendliche Lebensalter für die Ausbildung der Skeletformen als eine protrahierte Ontogenese auffassen können. Unentschieden bleibt dabei, wieviel dieser Schädel im reifen Alter etwa ein normales oder hohes Tuberculum erwerben.

Wende ich mich zu dem über die Kopfform Ermittelten, so scheint mir diese ohne jeden Einfluß zu sein. Die Glabella-Inion-Linie und die größte Breite (bei außerordentlich wechselndem Anblick in der Norma verticalis) lieferten bei den beiden variierenden

Digitized by Google

und bei 50 normalen (im ganzen bei 138) Tubercula Längenbreitenindices, nach denen sämtliche Schädel in annähernd gleichem Verhältnis dolichocephal oder mäßig brachycephal waren. Als längste Schädel fanden sich zwei mit normalem und einer mit hohem, als kürzeste Schädel mit dem Index 85,0—89,9 zwei mit hohem, 11 mit normalem, 7 mit niedrigem Tuberculum articulare.

Unter den Gesichtsmaßen ist sehr gleichartig die Höhe des Gesichts (von der Stirnnasennaht bis zur Mitte des unteren Unterkieferrandes). Für alle Formen der Tubercula lag das Maximum der Häufigkeit im Gebiete mäßiger Chamaeoprosopie (85,0—90,0). Da bei vielen Schädeln die Unterkiefer fehlten, bei andern durch Zahnmangel und Resorption der Alveolarränder Irrtümer möglich waren, so wurde auch die obere Gesichtshöhe (bis zum Alveolarrande zwischen den oberen Schneidezähnen) ermittelt, die für beide Arten des Tuberculum Durchschnittszahlen von 71,5 und 71,8 lieferte (auf die Jochbreite = 100 bezogen).

Die einzigen Maße, bei denen ich deutliche Abweichungen fand, waren die Profilwinkel des Gesichtes. Ich hielt, zunächst geleitet durch den Eindruck der Schädel bei der seitlichen Betrachtung, die Bestimmung des CAMPERschen Profilwinkels für die wesentlichste Aufgabe. Hier zeigte es sich, daß von 28 Schädeln mit hohem Tuberculum das Maximum bei einem Winkel von 80,0°—84,9° lag, bei 40 Schädeln mit niedrigem Tuberculum dagegen bei 75,0°—79,9°, ferner eine verhältnismäßig größere Anzahl in den niedrigeren Graden bis 74,9°. Ich lasse diese kleine Tabelle hier folgen:

Größe des Winkels	Hohes Tuberculum	Flaches Tuberculum
bis 69,9°	0	2
70,0—74,9°	3	16
75,0—79,9°	9	18
80,0—84,9°	15	4
85,0—89,9°	1	0

Schien dies eine stärkere Prognathie in dem zweiten Falle darzutun, so entsprach das Maß ersichtlich keineswegs dem bei seitlichem Anblick fast überall wahrnehmbaren Vorspringen des Oberkiefers. Dies war auf die bekannte und beschriebene Aufwärtsbiegung des Zwischenkiefers, sowie die mehr oder weniger in der Flucht des Alveolarrandes stehenden oberen Dentes incisivi zurückzuführen, die sogenannte alveolare Prognathie. Ich habe versucht,

Digitized by Google

diese Biegung gleichfalls zu messen und es zeigte sich, daß einen Winkel unter 75° von den Schädeln mit hohem Tuberculum zwölf Exemplare besaßen; von denen mit niedrigem Tuberculum dagegen maßen 33 Exemplare unter 75°, nur zwei darüber. Im einzelnen wurden folgende Werte gefunden:

Größe des Winkels	Hohes Tuberculum	Flaches Tuberculum
bis 49,9°	0	3
- 54,9°	0	6
- 64,9°	1	6
- 69,9°	4	7
- 74,9°	7	11
bis 79,9°	12	1
- 84,9°	2	0
- 90,9°	1	1

Man kann aus beiden Werten den nach vorn offenen, stumpfen Winkel finden, in dem der Alveolarrand gegen die Profillinie abgeknickt ist und findet somit, daß Schädel, die ein flaches Tuberculum articulare besitzen, einen stärker gegen die Profillinie gebogenen Zwischenkiefer aufweisen. Außerdem ist aber bei diesen Schädeln zugleich die Profillinie selbst oft stärker geneigt, so daß selbst dort, wo der Zwischenkiefer gar nicht abgeknickt erscheint, dennoch eine stärkere Prognathie vorliegen kann.

So sicher mir das Ergebnis nach meinem Material erscheint, so wenig sehe ich mich bei dem kleinen Material in der Lage, dies Ergebnis zu verallgemeinern. Jedenfalls ist es das einzige mir deutlich gewordene Merkmal zwischen den Schädeln, welche die Träger der beiden erwähnten Variationen sind. Hiermit in Zusammenhang scheint es mir zu stehen, daß die Schädel mit flachem Tuberculum auch in größerer Anzahl unter den längeren Schädeln enthalten waren, als die mit hohem oder normalem Tuberculum. Als Länge wurde hier die Entfernung des vorderen Randes des Foramen magnum vom vorderen Rande des Alveolarfortsatzes zwischen den Incisivi in der Medianebene gemessen. Wurden die hier gefundenen Zahlen auf die Jochbreite = 100 bezogen, so fielen in die niedrigeren Gruppen verhältnismäßig mehr Schädel mit hohem, in die längeren Gruppen mehr mit niedrigem Tuberculum articulare.

Was die Breite des Gesichts in seinen verschiedenen Höhen anlangt, so habe ich die Jochbreite, die sog. mittlere vordere Breite,

Digitized by Google

die Breite des Alveolarfortsatzes, sowie die untere Gesichtsbreite bestimmt (letztere soweit die Unterkiefer vorhanden waren). Sodann schien mir für meine Zwecke wichtig das Verhältnis zwischen Schädelbreite und Jochbreite. In den ersten Fällen wurden die für die Breite ermittelten Zahlen auf die obere Gesichtshöhe = 100 bezogen (da die Gesamthöhe nicht überall feststellbar war) und es zeigte sich, daß stets von den 37—40 Schädeln mit flachem Tuberculum (die jugendlichen wurden hierbei übergangen) ein verhältnismäßig viel größerer Teil unter die hohen Indices fiel. Ich führe hier nur diejenigen Zahlen an, die für das Verhältnis der Jochbreite zur Schädelbreite ermittelt wurden (letztere = 100):

Index	Hohes Tuberculum	Niedriges Tuberculum
bis 84,9	6	8
85,0— 89,9	13	13
90,0— 94,9	6	13
95,0— 99,9	3	4
100,0—105,0	0	4
	28	42

d. h. also bei denjenigen Schädeln, die ein flaches Tuberculum besitzen, fanden sich häufiger solche, deren Jochbreiten der Schädelbreite nahe kamen, Schädel, bei denen die Jochbeine weiter auseinanderstanden, als der Hirnschädel breit war, besaßen ausschließlich ein flaches Tuberculum articulare.

Auf Grund eines craniometrischen Vergleiches beider Gruppen scheint es mir nach meinem Material, als ob unter den Schädeln mit flachem Tuberculum articulare sich zahlreichere jugendliche und zahlreichere weibliche Schädel finden, ferner daß diese Schädel häufiger eine stärkere maxillare und besonders alveolare Prognathie aufweisen, schließlich, daß ihr Gesicht häufiger länger und in seinen einzelnen Abschnitten breiter ist, als es bei den Schädeln mit hohem Tuberculum articulare beobachtet werden konnte.

b. Schädelform und Gebiß.

Betrachten wir diese Ergebnisse in der doppelten, oben erwähnten Weise, so müssen wir zunächst fragen: Können wir aus den Ergebnissen entnehmen, daß eine Beeinflussung der Gelenkfläche unmittelbar durch eine veränderte Form des Schädels bewirkt werde?

Digitized by Google

In den Untersuchungen von ENGEL (49, 50, 51), LANGER (84), ZUCKERKANDL (77, 02) und WELCKER (02) werden die mannigfaltigsten Relationen der Schädelknochen zueinander beschrieben; und so sicher auch die Gestaltung und Lagerung des Schläfenbeins an den komplizierten correlativen Anpassungen der Schädelknochen beteiligt ist, so wenig findet sich irgendeine Angabe darüber, daß gerade die Gelenkform direkt umgestaltenden Einflüssen unterliege. Höchstens könnte die Beobachtung von ENGEL herangezogen werden, daß eine Verbreiterung des Hinterhauptbeins eine Höherstellung der Pars mastoidea des Schläfenbeins bedinge und damit zugleich des Schläfenbeines; daß ferner durch jene Ursache eine stärkere Konvergenz der Schläfenbeinpyramiden herbeigeführt werde. Diese Umstände sind möglicherweise von Bedeutung für die individuellen oder Rassen-Variationen in der Stellung der Kiefergelenke gegeneinander. Nach BOSSES (01) Untersuchungen schließen die Mehrzahl aller Unterkiefer mit den Achsen ihrer Condylen einen Winkel von 141°—150° ein. Nach neueren Angaben von REISERT (04) war dieser Winkel an Schädeln der Steinzeit spitzer. Legt man die MEYERsche (65) Theorie der Kiefergelenksbewegung zugrunde, so könnte hier wohl als Endergebnis eine Umgestaltung der Gelenkform auftreten. Nur konnte ich im vorliegenden Falle in meinem Material keinen Anhalt dafür gewinnen. Ich glaube aber, daß weitere Untersuchungen hier in der Tat erfolgreich sein werden.

Aussichtsvoller ist die zweite Betrachtung, nämlich ob wir einen mittelbaren Einfluß der Schädelform auf die Gelenkform annehmen können? Dies erscheint sicher, nur ist es schwierig, wie wir das auffälligste Ergebnis der Messung, die stärkere Prognathie mit der Höhe des Tuberculum in Beziehung setzen sollen. LANGER (84) und vor allem ZUCKERKANDL (77, 02) haben darauf aufmerksam gemacht, daß eine Relation zwischen dem Astwinkel des Unterkiefers und der Höhe des Oberkiefers besteht: Ein Unterkiefer mit stumpferem Winkel und kurzem Ramus ascendens gehört in der Regel zu einem hohen, schmalen Gesicht; ein Unterkiefer mit mehr rechtwinklig angefügtem, hohem Ramus zu kurzen, breiten, oft auch zugleich prognathen Gesichtern. Wenn nun nach WELCKER (02) sogar die Winkelgröße des Unterkiefers als ein Rassenmerkmal der Schädel betrachtet werden kann, so muß die Folge erwogen werden, daß die verschiedene Einstellung des Gelenkfortsatzes auch am Squamosum nicht ohne Wirkung bleiben kann. Aber auch hier bin ich nicht in der Lage, etwas Sicheres sagen zu können, da ich, wie oben mit-

Digitized by Google

geteilt, weder die obere Gesichtshöhe, noch die einzelnen regionären Gesichtsbreiten für eine der beiden extremen Gelenkformen als typisch gefunden habe. Im Zusammenhang mit den erwähnten Angaben eigens vorgenommene Winkelmessungen sämtlicher Unterkiefer der beiden Gruppen wies für keine davon einen bestimmten Grenzwert der Winkel auf.

Ich erkenne vielmehr einen andern Zusammenhang zwischen der Prognathie und der flachen Form des Tuberculum articulare. Beide Erscheinungen hängen durch die Stellung der Incisivi miteinander zusammen. Wenn ich die von WELCKER (l. c.) an einem großen Material angestellten Untersuchungen meinen Ausführungen zugrunde lege, insbesondere mich seiner Terminologie bedienen darf, so habe ich von den dort beschriebenen Gebißformen drei hier wiedergefunden: Ein meißelförmiges Aufeinanderprallen der Schneidezähne (von WELCKER Labidodontie genannt), ein scherenförmiges Überragen der oberen Incisivi über die unteren (nach WELCKER Psalidodontie) und ein mehr oder weniger starkes nach vorn gerichtetes Hervorragen der oberen Incisivi über die unteren (nach WELCKER Stegodontie). Nur die beiden letzteren Gebißformen kamen häufiger vor, während die erste nur in fünf Gebissen sicher beobachtet wurde, daher waren die Abnutzungsflächen der Incisivi meist schräg gerichtet (äußere Abschleifung: MÜHLREITER). Innerhalb des Scherenbisses und von ihm an bis zu den äußersten Graden des Dachbisses (Stegodontie) fanden sich alle denkbaren Übergänge in zwei Hauptgruppen. Es können beim Scherenbiß die oberen Incisivi weit über die unteren greifen, oder aber sie nur gering decken. Ferner können die oberen Zähne den unteren dicht anliegen oder geringen Zwischenraum lassen, oder durch weiteren Abstand sich zu höheren Formen des Dachbisses erheben.

Die Beziehung zwischen der Stellung der Incisivi und der Gestaltung des Gelenkhöckers ist nun durch diese zwei Gruppen gegeben. Das Maß des Übereinandergreifens der Incisivi von dem einfachen geraden Biß (Labidodontie) bis zu den höchsten Graden ist zugleich ein Maß für den Abstand, den der Gelenkkopf von der Schädelbasis gewinnen muß. Das Maß der Entfernung aber, den die Zahnreihen voneinander gewinnen, wiederum von dem einfachen Zangenbiß an bis zu höheren Graden alveolarer Prognathie (Stegodontie) liefert zugleich ein Maß für die Fläche, die der Gelenkkopf vorwärts rutschen muß, um Schluß der Schneidezähne herbeizuführen. Bei sonst gleichen Verhältnissen wird also das Tuberculum um so

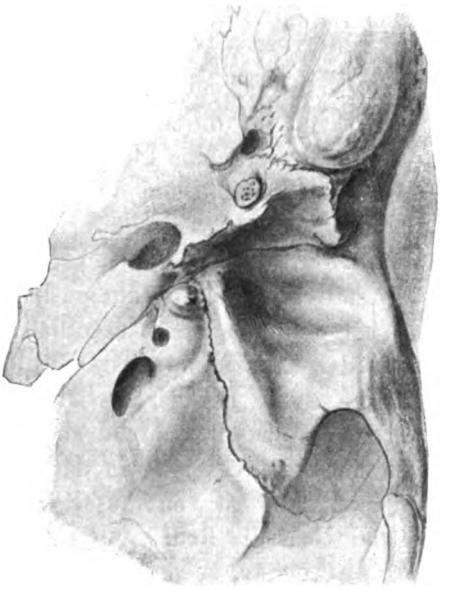
Digitized by Google

flacher und breiter sein müssen, je stärker die alveolare Prognathie ist und je weniger die Zähne übereinandergreifen. Der Einfluß der Schädelform auf die Form der Gelenkfläche scheint mir hierdurch bestimmt zu sein. Die weiteren Fragen nach der Quelle des Prognathismus mögen hier unerörtert bleiben[1].

Es werden auch unter denjenigen Fällen, die ich als Normalform untergeordnet habe, sehr häufig Beispiele dafür gefunden, daß das Tuberculum articulare in eine weit oralwärts verlängerte Gleitfläche ausgezogen ist, wodurch gewissermaßen Übergänge zu der in Fig. 2 abgebildeten Form angedeutet sind (vgl. die nebenstehende Fig. 12 mit Fig. 2 und Fig. 5).

Die Frage nach den Ursachen der Gelenkumbildung kann hierdurch nicht erschöpft sein. Vielmehr werden wir, als auf die wichtigste Quelle der Umbildung, auf das Gebiß selbst hingewiesen.

Fig. 12.



Schädel 223/532.

c. Gebiß.

Eine große Sammlung wohlerhaltener Gebisse, eine Untersuchung dieser Gebisse nach allen Richtungen, was Stellung der Zähne, individuelle absolute Größe der Zähne und individuelle relative Größenunterschiede der einzelnen Zähne ein und desselben Gebisses, die Stärke der Zähne nach Lebensalter, Geschlecht und Rasse anlangt (MÜHLREITER, ZUCKERKANDL), das wäre erforderlich, wenn wir Abweichungen in der Gestalt des Kiefergelenks auf eine Analyse des Kauaktes in jedem einzelnen Falle zurückführen wollten. Für eine solche Untersuchung würde beträchtliche Zeit aufgewendet werden müssen, was nur dann erforderlich wäre, wenn die Aufgabe wirklich in solcher Weise gestellt werden müßte, um einen Einblick

[1] Ich verweise auf die neueste, zusammenfassende Darstellung (05) von FRIEDEMANN.

Digitized by Google

in die Differenzierung der Gelenkfläche zu gewinnen. Ich glaube, zum Verständnis dieses Vorganges indes auch dadurch zu gelangen, daß ich versuche, die Weiterbildung zu erklären, die die menschliche Gelenkfläche gegen die der Anthropoiden erfahren hat. Ließen sich hierfür Ursachen nachweisen, so würde die Erklärung der menschlichen Variationen keine prinzipiell neue Ursache erfordern, wenngleich sie im einzelnen schwer zu geben sein kann. Es erhebt sich also die Frage: Welche von den Umbildungen, die sich an dem Gebiß des Menschen gegenüber dem der Anthropoiden vollzogen haben, sind die Ursache für die Erhebung des Tuberculum articulare gewesen?

Um das Ergebnis kurz vorweg zu nehmen, sei die Frage dahin beantwortet, daß allem Anschein nach die für Anthropoiden und Menschen charakteristische Kronenlinie des Gebisses maßgebend für die Form des Gelenkhöckers ist.

Im Gegensatz zu früheren Behauptungen hat WELCKER gezeigt, daß bei dem uns hier wesentlich interessierenden Scherenbiß die Form der Kronenlinie des Oberkiefers eine kompliziert gekrümmte ist. Sie ist im Bereich der Molarzähne nach unten konvex, dann folgt eine Hebung, während sie im Bereich der Vorderzähne wieder nach unten konvex ist. In der älteren Darstellung von MÜHLREITER (1891, S. 101) ist von dieser konkaven Erhebung im Bereich der Incisivi nicht die Rede. Am Unterkiefer läuft die gleiche Linie im ganzen konkav, so daß bei hergestelltem rechtem Biß aller Zähne in der Seitenansicht die beiden Linien wie Wellenberg und Wellental ineinanderpassen (vgl. hierzu weiter unten Fig. 13*b*). Diese Art der Anordnung habe ich bei keinem der von mir untersuchten Psalidodontenschädel (vgl. Fig. 13*b*) vermißt. Sie ist verschieden stark ausgebildet; nachweisen läßt sie sich stets. Bei jugendlichen Schädeln mit Milchzahngebiß war sie nur wenig ausgeprägt. Diese Gestaltung der Kronenlinie ist das Ergebnis zweier Umstände. Erstens senkt sich der Alveolarfortsatz bis zum ersten Molaris und hebt sich dann wieder in einem nach unten konkaven Bogen, zweitens aber nimmt die Höhe der Kronen von vorn nach hinten ab. Namentlich ist das für uns von Wichtigkeit für die Molares, deren vorderster der größte ist.

Nach MÜHLREITER (S. 78) ist der Größenunterschied zwischen dem ersten und zweiten oberen Molaris im Durchschnitt von vielen Fällen nicht sehr groß, »doch darf man nicht vergessen, daß die Zahnkrone einen Kubus darstellt, an welchem sich selbst eine kleine Größendifferenz ... schon auffälliger bemerkbar macht«. Der erste untere Molaris ist (S. 85) stets größer als der zweite. ZUCKERKANDL (S. 59) erklärt:

Digitized by Google

»Der zweite obere Mahlzahn ist etwas kleiner als der erste ....« Seine Krone weist hinsichtlich ihrer Gestaltung gegen die des ersten in 54,4 Fällen Reduktionen auf. Vom ersten unteren Molaris heißt es (S. 67) er »ist der größte unter allen«.

Da nun der dritte obere und untere Molaris, wo sie überhaupt bis in die Höhe der Kauebene gelangen, stets niedriger ist, als die beiden ersten, so ergibt sich für das symmetrische Vorwärtsgleiten des Unterkiefers eine Führungslinie ganz bestimmter Art. Im Gebiet der oberen Molares wirkt die vorn stärkere Entfaltung der Molarzähne mit der konvexen Krümmung des Alveolarfortsatzes zusammen und liefert eine stark nach abwärts gesenkte Linie (vgl. Fig. 13 *b*), die erst nach vorn in eine ziemlich horizontale übergeht. In der Zahnreihe des Unterkiefers ist die Höhenzunahme der Molares geringer als die Senkung des Alveolarfortsatzes, so daß auch hier eine jener des Oberkiefers entsprechende Führungslinie entsteht (außer bei WELCKER, MÜHLREITER S. 103 und besonders ZUCKERKANDL, S. 82 und 83).

Diese Form der Führungslinie fand ich bei allen Schädeln von Erwachsenen, doch ist sie verschieden stark ausgebildet. Zu bemerken ist, daß bei bestehendem Milchzahngebiß die hintere Senkung wegfällt und die Richtung bei der Seitenansicht gerade aufwärts steigt.

In wesentlichem Gegensatz hierzu stehen die bei den Anthropoiden feststellbaren Verhältnisse. Die Gelenkfläche des Schädels eines erwachsenen männlichen Gorilla habe ich oben (Fig. 10) wiedergegeben. Es wäre irrig, sie als die Gelenkfläche »der Affen« hinzustellen, denn auch hier kommen deutliche Unterschiede vor, wie eine Untersuchung der im hiesigen zoologischen Institut befindlichen Anthropoidenschädel gezeigt hat. Darunter waren

1) Sechs Schädel vom Orang-Utan, deren Gelenkfläche der abgebildeten entsprach; in einem Falle war sie noch beträchtlich flacher.

2) Drei Schädel vom Gorilla. Die Gelenkfläche war flacher, wurde aber medial durch einen mächtigen Wulst des Keilbeines abgeschlossen.

3) Zwei Schädel von *Hylobates* (*Mülleri* und *Syndactylus*), hier war das Tuberculum schmaler und um ein geringes höher, im ganzen sowohl wie besonders an den Seitenteilen.

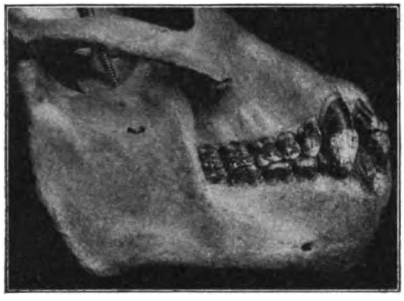
4) Ein Schädel vom erwachsenen Schimpanse (*Anthrop. calvus*), dessen Gelenkfläche nicht ganz übersehbar war, jedoch an Ausdehnung und Höhe der für den Orang beschriebenen nahe stand.

Digitized by Google

5) Ein Schädel eines Schimpansen (*Anthropopith. niger*) mit Milchzahngebiß. Die Gelenkfläche zeigte Charaktere, die sie, bis auf ihre Größe, völlig der oben für ein 9 Monate altes Kind beschriebenen gleich stellten (s. Fig. 9).

Aus all dem ergibt sich indes immerhin so viel, daß alle Gelenkflächen mehr oder weniger jener abgebildeten Form nahestehen und daß keine einzige mit der Normalform des Menschen die gleiche Höhe erreicht.

Fig. 13 *a*.



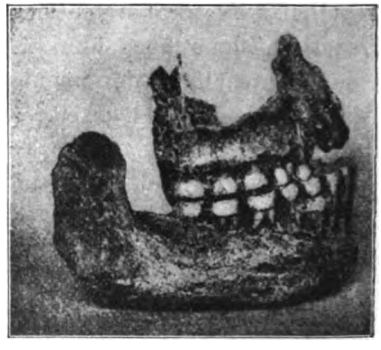
Orang-Utanschädel aus der Sammlung des Zoologischen Instituts der Universität Jena.

Fig. 13 *b*.

Schädel aus der Sammlung des anat. Instituts.

Was nun das Gebiß im Verhältnis zum menschlichen anlangt, so treten zwei Gegensätze beherrschend hervor. »Alle Anthropoiden sind labidodont« (WELCKER), d. h. ihre Incisivi stehen Kante auf Kante (vgl. F . 13 *a*); ihre Abnutzungsfläche liegt horizontal. Der zweite Gegensatz besteht in der Anordnung der Molares, die bei den Anthropoiden nach hinten hin an Höhe zunehmen. Auch bei den Anthropoiden besteht eine geringe Krümmung der Kronenlinien. Wenn man sich die Eckzähne entfernt denkt, so würden hier ähnliche Verhältnisse resultieren, wie sie WELCKER für den menschlichen »Zangenbiß« konstatiert hat. Diese Zangenbißkrümmung weicht von der

Fig. 13 *c*.



Reproduktion einer Abbildung von KLAATSCH (02, b S. 617).

Digitized by Google

Scherenbißkrümmung nur im Bereich der Incisivi ab, wo sie im Gegensatz zu dieser sich nicht wieder senkt. Zwar ist auch bei Anthropoiden im Oberkiefer eine Neigung des Alveolarfortsatzes vorhanden, wenn auch oft nicht so stark wie beim Menschen; dagegen nimmt die Höhe der Zähne bis zum zweiten Molarzahn zu, der im allgemeinen der größte ist. Im Unterkiefer ist diese Zunahme der Höhe oft so stark, daß, um den Schluß der Zahnreihen herbeizuführen, der Alveolarrand nicht konkav ist, wie beim Menschen, sondern eine fast gerade nach vorn aufsteigende Linie bildet.

Aus der Vereinigung dieser Umstände ergibt sich bei den Anthropoiden eine Kronenlinie, die im Bereiche der Incisivi zwar mit einer, seltener vorkommenden menschlichen Zangenbißstellung gleichsinnig sich verhält, hingegen im Bereich der Molares völlig von der menschlichen abweicht. Beim Menschen senkt sich diese Führungslinie vom letzten Molaris an nach vorn, bei Anthropoiden dagegen steigt sie vom zweiten Molaris an zu den Lippen hin auf.

So fand ich es bei drei Gorilla-Gebissen, drei Orang-Gebissen und zwei vom *Hylobates*; bei drei andern Orang-Schädeln, sowie dem vom Schimpanse fand sich eine geringe Senkung der Molarenführungslinie. Das Milchzahngebiß des jungen Schimpanse zeigte eine ähnlich ansteigende Linie, wie sie das menschliche Milchgebiß zeigt.

Die Angabe, daß bei Anthropoiden der zweite Molaris der größte sei, findet sich bei KLAATSCH (99, S. 465/66), der zugleich mitteilt, daß in fünfzehn Fällen zweimal der dritte Molaris der längste gewesen sei. ZUCKERKANDL (02, S. 120/21) führt aus, daß die Größenverhältnisse der Molares bei Anthropoiden weniger konstant seien, als ihre Kronenform. Daß die Mahlzähne beim Menschen vom ersten zum letzten ab-, beim Affen umgekehrt zunehmen, ist nicht durchweg richtig. Nach SELENKA (bei ZUCKERKANDL) ist beim Gorilla der zweite untere Molaris fast ausnahmslos, der zweite obere Molaris nur in etwa $^2/_3$ der Fälle der größte. In 40% sind die oberen Molares gleich groß, während der erste untere Molaris stets etwas kleiner ist als der zweite und dritte. Ähnlich ist es beim Schimpanse. Wenn also auch der Gegensatz zwischen menschlicher und anthropoider Molarengröße nicht schematisch jener Formel entspricht, so ist doch so viel sicher, daß hier eine Verschiebung der Molares gegeneinander möglich ist, ohne daß der hintere Teil des Unterkiefers irgendwie wesentlich tiefer zu treten braucht, während beim menschlichen Gebiß im allgemeinen jede Verschiebung der unteren

Digitized by Google

Molares nach vorn mit einer Senkung des Unterkiefers verbunden sein muß.

Eine nähere Betrachtung der

d. Ergebnisse

meiner Untersuchungen führt dazu, die Erhebung des Tuberculum articulare beim Menschen gegenüber seiner flachen Gestaltung bei Anthropoiden vornehmlich auf Umgestaltung des Gebisses zurückzuführen; und zwar bestehen diese Umgestaltungen an zwei Stellen. Erstens im Bereiche der Incisivi, die bei stärkerer Orthognathie in Scherenbißstellung treten, während bei Anthropoiden der Zangenbiß besteht. Zweitens im Bereiche der Molares, die eine stärkere Senkung ihrer Kronenlinie zum ersten Molaris aufweisen, während bei Anthropoiden die Kronenlinie entweder gerade, oder zum ersten Molaris aufsteigend ist. Diese beiden Abweichungen haben die abweichende Gestaltung des Tuberculum zur Folge, da bei den Anthropoiden eine Verschiebung der Zahnreihen gegeneinander möglich ist, ohne daß der Unterkiefer sich senkt, während beim menschlichen Gebiß das nur durch eine Senkung des Unterkiefers möglich erscheint. Nur ein einziger Autor hat, soweit ich gesehen habe, diese Relation im allgemeinen erkannt: Hunter in seiner natürlichen Geschichte der Zähne (1780), worin er kurz sagt, der Niveauunterschied zwischen dem Tuberculum und der Grube sei parallel der Ebene, in der man kaut.

Im einzelnen sind hier zahlreiche Fälle möglich. Hält man am macerierten Schädel die Zahnreihen in richtigem Biß aufeinander und öffnet man nun scharniermäßig so weit, daß die Kronen der Incisivi in einer Ebene liegen, so können zwei Fälle eintreten: Entweder bleiben die Molaren aufeinander, oder sie entfernen sich. Dies hängt von der relativen und absoluten Größe der einzelnen Zähne ab. Wird nun der Unterkiefer so weit vorgeschoben, daß die Incisivi Krone auf Krone stehen, so sind wieder zwei Fälle möglich. Entweder ist die Entfernung der Zahnreihen gleich Null; dann wird die Wirkung der hohen Incisivi sich eher geltend machen als die Senkung der Molarenlinie, oder es wird eine geringere bis größere Entfernung bestehen: dann wird die geringste Verschiebung nach vorwärts mit einer Senkung des Unterkiefers verbunden sein müssen. Wird endlich der Unterkiefer vor den Oberkiefer geschoben, oder werden der Mahlbewegung entsprechende einseitige Vor- und Seitwärtsbewegungen vorgenommen, so wird die Wirkung der Molarlinie nie ohne Einfluß sein; es wird hinzukommen die Notwendigkeit, die Höhe des vorspringenden Eckzahnes im Oberkiefer zu überwinden.

Es wird also von der relativen Größe der einzelnen Zähne und von dem Maße des Übergreifens der Incisivi in jedem einzelnen Falle abhängen, wodurch die Senkung des Unterkiefers bestimmt

Digitized by Google

wird. Da nun die Entstehung des Scherenbisses mit der Veränderung des Gesichtsschädels, die verschiedene Länge der Molares mit der Rückbildung der hinteren Molares zusammenhängt, so gewinnen wir als allgemeinsten Ausdruck des Ergebnisses den Satz, daß das Tuberculum articulare des Menschen sich infolge der bei dem Menschen erworbenen orthognathen Gesichtsform und der bei ihm vollzogenen Rückbildung der hinteren Molares entwickelt hat.

In diesem Zusammenhange ist es nun von hoher Bedeutung, sich die Frage vorzulegen, was wir etwa über den Zeitpunkt feststellen können, zu dem sich jene Änderungen vollzogen haben. Durch die Untersuchungen von KLAATSCH (02a) sind wir in die Lage versetzt, die Bildung des Tuberculum articulare und das Gebiß zweier diluvialer menschlicher Schädel zum Vergleich heranzuziehen. Für die Schädelfragmente von Spy hat dieser Forscher das Os occipitale und Os temporale genau beschrieben. Von der Gelenkfläche heißt es hierbei: »Die Anlenkungsfläche für den Gelenkfortsatz des Unterkiefers zeigt bei beiden Schädeln den gemeinsamen Unterschied vom modernen Zustande, dessen (d. h. modernen Zustandes) Tuberculum articulare (dort) keineswegs in gleicher Weise ausgebildet ist; hingegen ist die Fossa glenoidalis im ganzen weit mächtiger entwickelt und zieht die medial daran gelegenen Teile mehr in Mitleidenschaft als beim Recenten. . . . Die Spina angularis verrät funktionelle Beziehungen zum Kiefergelenk, denn sie vervollständigt . . . bei Spy II das mediale Widerlager für die seitlichen Bewegungen des Köpfchens der Mandibula. Zugleich offenbart die ganz ungewöhnliche Ausbildung dieser Partien des Keilbeins alte Anklänge an sehr niedere Zustände der Wirbeltierreihe, in denen, wie bei Beuteltieren die Spina angularis noch nähere Beziehungen zum Gehörapparate besitzt, indem sie sich an der Bildung einer Bulla tympanica beteiligt. . . . Die dem Tuberculum articulare gegenüber liegende Fläche schaut beim Modernen nahezu ganz aufwärts und nur leicht vorwärts. An den Spyschädeln hingegen ist diese Knochenplatte weit mehr schräg nach vorn gestellt; . . . Die Knochensubstanz ist auch hier dicker als beim Recenten. . . . obwohl, wie schon erwähnt, das Tuberculum articulare nicht besonders ausgebildet ist.« — Auf Taf. XIV Fig. 1—4 der erwähnten Abhandlung bildet KLAATSCH diese Verhältnisse ab. Wer diese Abbildungen mit der von mir oben vom Gorilla abgebildeten Gelenkfläche vergleicht, wird deutliche Übereinstimmung in der

Digitized by Google

Wölbung und Breitenausdehnung des Tuberculum articulare finden. Jene »Knochenplatte«, von der eben im Citat die Rede war, erweist sich als der mächtige Processus retroglenoidalis. Zugleich lehren diese Bilder, daß KLAATSCH mit der im ganzen weit mächtiger entwickelten Fossa glenoidalis nicht ihre Tiefe und Breite meinen kann, denn namentlich bei Spy II ist sie eng und flach, sondern vielmehr die durch Beteiligung der Nachbarknochen erzielte hohe Umwandung. Hinsichtlich des Gebisses hebt KLAATSCH in einer andern Abhandlung (02 b) hervor, daß am la Naulette-Kiefer die Molares von vorn nach hinten in gesetzmäßiger Weise zunehmen (S. 465). Am andern Orte (02 b, S. 617) bildet er die Fragmente des Ober- und Unterkiefers von Spy I ab, die ich in Fig. 13 *c* wiedergegeben habe. Diese Figur lehrt in deutlicher Weise den Verlauf der Molarenkronenlinie, der abweichend von der des recenten Menschen derjenigen der Anthropoiden weit eher vergleichbar ist. Über die Stellung der Incisivi läßt sich leider nichts aussagen. Wenn nicht eine Zangenbißform vorgelegen hat, so war zum mindesten der Grad des Übergreifens ganz gering.

Wir sehen, daß in dem, was über Gelenkfläche und Gebiß des diluvialen Menschen bekannt ist, Beobachtungen vorliegen, die für meine eignen Beobachtungen und Schlüsse wohl eine Stütze abgeben können.

Nun ist mir durch Zufall kürzlich von einer Abhandlung von REISERT (04) Kunde geworden, die sich mit der Gestaltung des Tuberculum articulare des Menschen der Stein- und Bronzezeit beschäftigt. Nach einem Referat über diese Abhandlung zeigt das Tuberculum zu jener Zeit eine viel größere Länge und Breite (23 mm und 13 mm) wie das der Gegenwart (19,5 mm und 9,5 mm im Durchschnitt). »Der größere Teil des Tuberculum lag früher nach hinten, der Gelenkgrube zu, während er jetzt nach vorn, dem Processus zygomaticus zu liegt. Das Tuberculum lag früher mit der Gelenkgrube gleichmäßiger in einer Ebene, jetzt tritt es vielmehr aus ihr heraus. Die Gelenkgrube der Steinzeit reicht sehr häufig bis unter das Tuberculum articulare . . . .« Mit diesem letzten Satz will Verf. offenbar sagen, daß der Übergang der Grube auf das Tuberculum in der Mitte völlig flach gestaltet war.

Ob wir nun, wie KLAATSCH will, Anthropoiden und Menschen als divergente Zweige einer gemeinsamen Ahnenform auffassen, oder ob wir fossile Anthropoiden selbst zum Ausgangspunkte nehmen, so beweisen diese Beobachtungen, daß zwischen Anthropoiden,

Digitized by Google

diluvialen und Steinzeitmenschen eine engere Verwandtschaft hinsichtlich Gelenkform und Gebiß besteht, als zwischen anthropoidem und recentem Menschen, daß es somit wohl erlaubt ist, die Verhältnisse bei Anthropoiden zum Ausgang zu nehmen. Die neue Gelenkfläche war beim diluvialen Menschen noch durchaus anthropoid. Noch beim Menschen der Steinzeit stand sie jenem Ausgangspunkte näher; erst seitdem hat sie sich weiter umgebildet auf einem Wege, den ich oben zu bestimmen versucht habe.

IV. Über den Vorgang in der Entstehung der neuen Gelenkfläche.

Nachdem auf der einen Seite die Wirkung: Erhebung der Gelenkfläche — auf der andern die Ursache: veränderte Führung des Kiefers gegeben ist, erhebt sich die eigentlich für uns bedeutsame Frage nach dem Zwischengliede, das zwischen beiden veränderten Zuständen vermittelt, als welches den eigentlichen Vorgang bei der Bildung der neuen Gelenkfläche ausmacht? Darum ist gerade das Tuberculum articulare so günstig für die Beantwortung dieser Frage und darum wurde diese langwierige Untersuchung ausgeführt, weil hier in unvergleichlich klarer Weise die fragliche Übertragung in der so wohlbekannten und oft studierten Wirkung der Kiefermuskulatur vor uns liegt.

Man muß damit beginnen, daß der Ausgang für die Bildung der neuen Gelenkfläche in einer Veränderung der Ruhelage des Gelenkkopfes besteht. In dem Maße wie die Veränderung der Molares vor sich geht, muß der Gelenkkopf höher treten. Das Ergebnis dieser Stellungsänderung ist die erweiterte und vertiefte Gelenkgrube[1]. Es ist eine bekannte Tatsache, die neuerdings von Fick (04, S. 46 und 48) wieder betont wird, daß der Gelenkkopf weniger in

[1] Daß die Rückbildung des Proc. retrofoveolaris (Conus articularis) hiermit zusammenhängt und daß das Köpfchen des Unterkiefers mit dieser veränderten Lage auch den Stützpunkt bei einseitiger Drehbewegung mehr vom Conus articularis auf das Tympanicum selbst verlegt, ist wahrscheinlich, aber zurzeit nicht beweisbar. Der Proc. conoides ist oft recht kräftig vorhanden, meist bei flachem Tuberculum (s. oben S. 331). Oft ist er auch nur in Spuren angedeutet. Jedenfalls ist die Folgerung von Török's (Über den Jezoer und Sachaliner Ainoschädel zu Dresden. Archiv für Anthrop. Bd. 24. 1897) nicht richtig, daß dieser unter 24 von ihm untersuchten Schädeln 12mal, »darunter allerdings in einigen Fällen nur spurenhaft« vorkommende Processus charakteristisch für jene Schädel sei. Nimmt man alle nur spurenhaften Fälle hinzu, so habe ich ihn nur selten bei meinen 300 Schädeln völlig vermißt.

Digitized by Google

dem hinteren Teil der Pfanne ruht, als vielmehr der Hinterwand des Gelenkhöckers anliegt. Bei Anthropoiden hingegen steht in Ruhestellung der Kopf des Unterkiefers zum größten Teil auf dem breiten, flachen Tuberculum. Wir gelangen so zu der Vorstellung, daß der Gelenkkopf sich den vorderen Teil der Grube auf Kosten des Tuberculum aushöhlt, wodurch an sich bereits das Tuber articulare schmaler, die Grube breiter wird. Dies Höhertreten des Gelenkkopfes bildet den Ausgangspunkt der weiteren Veränderungen. Denn, wenn nunmehr der Gelenkkopf vorgeschoben werden soll, so muß sich eine veränderte Zugrichtung der Muskeln ergeben, vor allem des M. pterygoideus externus und M. temporalis. Nun spielt allerdings bei all diesen Bewegungen der Meniscus eine Hauptrolle, indes glaube ich, folgende Worte H. Meyers (65) auch für meine Betrachtung als gültig betrachten zu können: »es wird zweckmäßig erscheinen, den Meniscus als für das Verständnis der Bewegungen unwichtig, vorläufig beiseite zu lassen. Es ist damit seine Wichtigkeit für den ganzen Mechanismus keineswegs verkannt, und die Bedeutung der zweierlei Gelenkverbindungen, die er besitzt, keineswegs ignoriert; indessen gewinnt die Auffassung . . . entschieden an Einfachheit, wenn man die Bewegungsfähigkeit der beiden walzenähnlichen Körper . . . als vollständig selbständig ansieht« (S. 720). Da nun unter solcher Voraussetzung der M. pterygoideus externus der vornehmlich wirksame Muskel ist und da dieser Muskel sich an dem bewegenden Skeletteil nahe am Gelenk ansetzt, so entspräche das Ergebnis durchaus dem Gesetze von Fick (vgl. 04, S. 41), wonach »allemal dasjenige Gelenkende, bei dem die Muskeln nahe am Gelenk ansetzen, zur Pfanne« wird. Und zwar wäre die auch im Leben bestehende Gültigkeit dieses Gesetzes insofern nachgewiesen, als der passive Teil hier zum Gelenkkopf wird; der schleifende zur Pfanne allerdings nur, insofern als wir den Meniscus mit zum Kopfe des Unterkiefers hinzurechnen.

Würde ein Tuberculum bereits in der Ontogenese zu beobachten sein, so müßte man diejenige Frage erheben, die bei den übrigen Körpergelenken erhoben wird: Wie können die Kaumuskeln wirksam sein, bevor gekaut wird? — und man müßte solches als durch Vererbung entstanden betrachten. Hier aber, wo ich nur in einem Falle ein Tuberculum bei einem juvenilen Schädel gefunden habe, ist der Einfluß der Muskulatur für die Bildung der Gelenkfläche unverkennbar. Sie liefert zwar nicht die Bedingungen für eine veränderte Bewegung, aber sie stellt unter diesen neuen

Digitized by Google

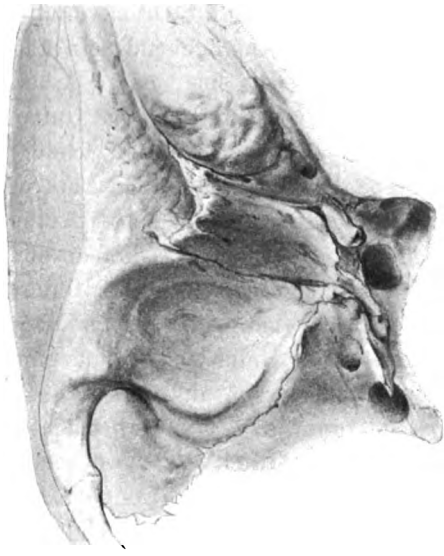
Bedingungen die Übereinstimmung zwischen den Zahnführungslinien und der Gelenkfläche her. Man könnte sich vorstellen, daß es sich in der Tat hier um ein Abschleifen handle, wie es L. FICK (59, S. 658) und HENKE (63, S. 52—57) im Auge haben. Indes bezweifle ich, daß die Fälle eines extrem hohen Tuberculum auf diese Weise erklärlich sind. Hier werden daneben die Druckverhältnisse in ihren Wirkungen auf die Gelenkfläche maßgebend sein und es lassen sich einige Beweise hierfür anführen. Eine neuere Arbeit von GÖRKE (04) stellt Beobachtungen zusammen, die sich bei Untersuchung der Spongiosastruktur durch Röntgenstrahlen für den Schädel der Anthropoiden und Menschen ergeben haben. »Bei allen Anthropomorphen sieht man von der Gelenkpfanne aus fächerartig eine mächtig entwickelte, sehr weitmaschige und deshalb stark federnde Spongiosa ausstrahlen, die sich auf das ganze Schläfen- und Hinterhauptsbein erstreckt.« Solche »Trajektorien« hat GÖRKE beim Menschen nicht gefunden. Hier besteht »in der Gelenkpartie nur eine sehr gering entwickelte Spongiosa und zudem von andrer Form, da sie rundmaschig und unregelmäßig angeordnet ist.« GÖRKE betrachtet diese Anordnung beim Menschen als den Ausdruck »sehr wechselnder Beanspruchungsrichtung oder entstanden bei noch unvollkommener Anpassung an eine neue Beanspruchungsrichtung«. Ich weiß nicht, ob die Behauptung von GÖRKE zutrifft, daß bei erwachsenen Anthropoiden die Seitenbewegung im Gelenk fast gänzlich aufgehoben« sei, und daß bei ihnen nur eine Scharnier- und Vorwärtsbewegung vorkomme, im Gegensatz zu der allseitig freien Bewegung beim Menschen. Aber ich glaube, daß in beiden Fällen der Druck des an die Schädelbasis gezogenen Unterkiefers sich verschieden geltend macht, indem er bei Anthropoiden gegen die Schädelbasis, beim Menschen gegen die hintere Fläche des Tuberculum wirkt. Dies kann mit einiger Sicherheit gezeigt werden, insofern gewisse Formen des Tuber durchaus hierfür sprechen. Unter den von mir zu den normalen Tubera gerechneten habe ich eine Anzahl beobachtet, die dem Bilde der folgenden Fig. 14 glichen, bei der dieses Tuber von hinten her sehr stark ausgeschliffen ist.

Eine andre Beobachtung, die gleichfalls hierher gehört, ist die Verdünnung des Bodens der Fossa glenoidalis, die so weit geht, daß sie als Eminentia articularis ins Innere des Schädels vorgewölbt wird (SPEE und SCHWALBE). SCHWALBE (02, S. 370) läßt es unentschieden, »ob das Unterkieferköpfchen einen aktiven Druck auf die Schädelkapsel ausübt oder letztere in ihrer Ausdehnung hier Wider-

Digitized by Google

stand findet«. Da sogar Usur der dünnen Platte vorkommt, so wäre nach den gemachten Ausführungen vielleicht weniger der Druck, als sein Gegenteil hierbei wirksam.

Fig. 14.



Schädel eines Bengalen (Bali) aus der hiesigen Schädelsammlung.

Für die Erhebung des Tuberculum wird nach dem Gesagten außer der direkten mechanischen Bewirkung noch eine andre Möglichkeit in Betracht kommen: Die stärkere Belastung seiner hinteren Wand und die Entlastung seines Gipfels. Es besteht, wie wir sehen, eine innige Correlation der verschiedenen Ursachen für die Umbildung: Je mehr die primären Einflüsse des Gebisses den Kopf höher treten lassen, um so mehr verschieben sich die Druckverhältnisse und befördern dadurch die Entstehung eines schmalen und hohen Tuberculum articulare.

Anhang.

Über zwei sonstige Variationen am Tuberculum.

Aus meinen Ausführungen ist ersichtlich geworden, daß dem Kopf des Unterkiefers eine bedeutende Rolle bei der Bildung der Gelenkfläche zukommt. In diesem Zusammenhange wird man vielleicht eine andre Variation mit Interesse sehen, die ich nachstehend abbilde und die eine meines Wissens für den menschlichen Schädel noch nie beschriebene Erscheinung darbietet. Die in Fig. 15 abgebildete Gelenkfläche zeigt ein Tuber, das nur im lateralen Teil des Schläfenbeins entwickelt ist, während die Gelenkgrube nach vorn hin durch eine breite Rinne mit der Oberfläche des Squamosum kommuniziert. Die Höhe des Tuber schwankt so, wie auch in den übrigen Fällen, d. h. es kommen sehr flache, normale und hohe Tubera vor. Auch die Breite der Rinne schwankt. Sie kann sich eben gerade bemerkbar machen, sie kann aber auch, wie im abge-

Digitized by Google

bildeten Falle halb so breit sein, wie die gesamte untere Fläche des Schläfenbeines. Ich habe unter 300 Schädeln 24 derartige Bildungen gefunden; davon waren 4 zur Gruppe mit hohem, 5 zur Gruppe mit flachem und 15 zu den normalen Tubera zu rechnen. Was die Ursachen anlangt, so kann ich nur die eine beibringen, daß der Gelenkkopf, wo der Unterkiefer vorhanden war, stets so breit sich erwies, wie das Tuberculum, so daß man also ein

Fig. 15.

Schädel 108/417.

Fig. 16.

Schädel 87/396.

Recht hat zu sagen, es bilde sich das Tuberculum nur da, wo der Unterkiefer sich am Squamosum bewegt.

In einem Falle, es ist der abgebildete, paßten, obwohl als zusammengehörig bezeichnet und obwohl durch mehrere Merkmale auch als zusammengehörig erwiesen, dennoch Unterkiefer und Schädelbasis nicht zusammen. Nach WELCKERS (02) Verfahren habe ich den Kiefer in Wasser gelegt. Er hat sich ein wenig geweitet, ist aber jetzt nach 4 Wochen noch nicht so weit geworden, als daß seine

Digitized by Google

Condylen in die Gelenkgruben hineinpaßten. Da es sich um einen sehr alten Schädel handelt, kann angenommen werden, daß hier die normale Weite überhaupt nicht mehr hergestellt werden kann, zumal es sich um einen exzessiv breiten Schädel handelt, dessen Gelenkgruben sehr weit auseinander stehen. Ob für das Zustandekommen der beschriebenen Varietät noch andre Einflüsse mitspielen, wie vor allem größere Breite der Schädelbasis, weiß ich nicht und konnte es an meinem Material, das Schädelbreiten von 72,42 bis 90,63 und Jochbreiten von 174 bis 239[1] zeigten, nicht feststellen. Ich glaube, daß eine größere Breite der Schädelbasis, verbunden mit einem schmalen Gelenkkopf, die Entstehung der Varietät begünstigt.

Daß unter den normalen Tubercula alle möglichen Abstufungen der Größe, Breite, Höhe vorkommen, ist oben angeführt worden (vgl. auch Fig. 12). Auch der Grad der Ausschleifung der vorderen Gelenkgrubenwand (Fig. 14) findet sich in verschiedenem Maße und bei allen zu den normalen gerechneten Höhenstufen. Nur einer selten gefundenen Form sei hier noch gedacht, die durch folgende Abbildung (Fig. 16) belegt wird. Sie stellt den äußersten Grad einer Zweiteilung dar, die am normalen Gelenkhöcker die Regel ist (vgl. Fig. 1).

Jena, 15. Oktober 1905.

Literaturverzeichnis.

1780. Hunter, Natürliche Geschichte der Zähne. Leipzig, bei M. G. Weidmanns Erben und Reich.
83. Mayer, Beschreibung des ganzen menschlichen Körpers.
1801. Hempel, Anfangsgründe der Anatomie. Göttingen.
05. Oechy, Bau des Menschenkörpers. Prag.
30. Hildebrandt, Handbuch der Anatomie des Menschen.
38. Bock, Handbuch der Anatomie des Menschen.
49. Engel, Der Einfluss der Zahnbildung auf das Kiefergerüst. Zeitschrift der k. k. Gesellsch. der Ärzte zu Wien. V. Jahrgang.
50. —— Das Knochengerüst des menschlichen Antlitzes. Wien, Braumüller.
51. —— Untersuchungen über Schädelformen. Prag, Calvesche Buchhandl.
52. Hollstein, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Berlin.
55. Henle, Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. I. Abth. 1.
56. Meyer, Lehrbuch der physiologischen Anatomie des Menschen.
59. L. Fick, Die Gestaltung der Gelenkflächen. Müllers Archiv.

[1] S. oben.

Digitized by Google

60. Langer, Das Kiefergelenk des Menschen. (5. Beitrag zur Anatomie und Mechanik der Gelenke. Sitzungsber. K. Akad. Math.-naturw. Klasse. Bd. 39.)
63. Henke, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Leipzig und Heidelberg. Wintersche Buchhandlung.
65. Meyer, Das Kiefergelenk. (7. Beitrag zur Mechanik des menschlichen Körpers.) Reicherts und du Bois Reymonds Archiv.
77. Zuckerkandl, Zur Morphologie des Gesichtsschädels. Stuttgart, Encke.
84. Langer, Anatomie der äußeren Formen des menschlichen Körpers. Wien.
85. Hyrtl, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 18. Aufl.
91. Mühlreiter, Anatomie des menschlichen Gebisses. 2. Aufl. Leipzig.
93. Langer-Toldt, Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie des Menschen.
96. Spee, Skelettlehre. II. Abteilung: Kopf, im Handbuch der Anatomie des Menschen. Herausgegeben von K. v. Bardeleben. Jena, Fischer.
99. Klaatsch, Die fossilen Knochenreste des Menschen und ihre Bedeutung für das Abstammungsproblem. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. IX. S. 415—496.
1901. Bosse, Beiträge zur Anatomie des menschlichen Unterkiefers. Diss. inaug. Königsberg.
02a. Klaatsch, Occipitalia und Temporalia der Schädel von Spy, verglichen mit denen von Krapina. Verhandl. der Berliner Gesellsch. f. Anthrop. usw. in: Zeitschrift für Ethnologie. Bd. XXXIV. S. (392)—(408).
02b. —— Die Fortschritte der Lehre von den fossilen Knochenresten des Menschen in den Jahren 1900—1903. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. XII. S. 545—651.
02. Schwalbe, Über die Beziehungen zwischen Innenform und Außenform des Schädels. Deutsches Archiv für klin. Medicin. Bd. LXXIII. S. 359—408.
02. Welcker, Die Zugehörigkeit eines Unterkiefers zu einem bestimmten Schädel usw. Archiv für Anthropologie. Bd. XXVII. S. 37—106.
02. Zuckerkandl, »Makroskopische Anatomie« im Handbuch der Zahnheilkunde. Herausgegeben von Scheff. 2. Aufl. Bd. I. S. 1—224.
03. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. 2. Abdruck.
04. R. Fick, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. I. Teil. Anatomie der Gelenke. im Handbuch der Anatomie des Menschen. Herausgegeben von K. von Bardeleben. Jena, Fischer.
04. Görke, Beitrag zur funktionellen Gestaltung des Schädels bei Anthropomorphen und Menschen durch Untersuchung mit Röntgen-Strahlen. Archiv für Anthropologie. N. F. Bd. II. S. 91—108.
04. Kjellberg, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kiefergelenks. Gegenbaurs Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXII. S. 159—184.
04. Reisert, Veränderungen am Kiefergelenk 2000 Jahre v. Chr. bis jetzt. Deutsche Zeitschrift für Zahnheilkunde. Bd. XXII.
05. Friedemann, Über den Bau des Gesichtsskelettes in seiner Beziehung zur Prognathie. Diss. inaug. Göttingen.

Digitized by Google

Fonticuli interfrontales inferior et superior.

Von

A. Rauber.

Mit Tafel VII.

Dem älteren Bestand der Dorpater anatomischen Sammlung gehört ein merkwürdiger Kinderschädel an, der durch den Besitz von zwei interfrontalen Fontanellen ausgezeichnet ist. In früherer Zeit für unbeträchtliche Varietäten in der Entwicklung der Ossa frontalia gehalten, haben diese überzähligen Knochenlücken neuerdings eine so erhöhte Bedeutung gewonnen, daß es gerechtfertigt erscheinen muß, den vorliegenden Fall zu allgemeiner Kenntnis zu bringen. Der Versuch wird doppelt gerechtfertigt sein im Hinblick auf das Vorhandensein von zwei ungewöhnlichen Fontanellen, von welchen die eine vor der großen oder der Stirnfontanelle, die andre aber oberhalb der naso-frontalen Naht ihren Sitz hat. Jede der beiden interfrontalen Fontanellen ist für sich allein schon an Kinderschädeln beobachtet worden; doch unterliegen beide noch verschiedener Deutung in vergleichend-anatomischer Hinsicht. Ihr Zusammenvorkommen an einem und demselben Schädel ist dagegen eine große Seltenheit, sofern es bisher in der Literatur überhaupt bekannt geworden sein sollte.

Betrachtet man zuerst den Schädel als Ganzes, so stellt er sich als ein in allen seinen Teilen wohlausgebildeter dar. Nasalia und Zygomaticum dextrum sind verloren; Fontanellmembranen und Dura mater sind erhalten.

Eine Messung ergibt folgende Werte:

1) Größter Horizontalumfang des Neurocranium = 320 mm.
2) Größter Medianumfang, vom Nasion zum Opisthion = 237; davon kommen auf den frontalen Bogen 73; auf den parietalen Bogen = 84; auf den occipitalen Bogen = 80.

Digitized by Google

3) Länge des Foramen occipitale magnum = 22; Breite 14.
4) Vertikaler Umfang, vom hinteren Rand des Foramen magnum über die Tubera parietalia und die Sutura sagittalis hinweg zum Ausgangspunkt = 280. Die Mediane wird von dem Meßband 3 cm hinter dem Bregma gekreuzt.
5) Querbogen vom oberen Rand der Ohröffnung einer Seite abwärts über die Schädelbasis zum oberen Rand der Ohröffnung der andern Seite = 60.
6) Bogenlänge zwischen beiden Tubera parietalia = 111; gerade Entfernung beider = 92; dies zugleich die größte Breite des Schädels.
7) Bogenlänge zwischen beiden Tubera frontalia = 52; gerade Entfernung = 48.
8) Gerade Entfernung eines Tuber frontale vom Tuber parietale der gleichen Seite = 65.
9) Gerade Länge vom Nasion zum Lambda = 113.
10) Gerade Länge vom Nasion zum Inion = 108.
11) Abstand des Nasion vom Basion = 60.
12) Gesichtsbreite (*V.*) = 55.
13) Interorbitalbreite = 13.
14) Gesichtshöhe = 41.
15) Obergesichtshöhe = 27.

Die große oder Stirnfontanelle, Fonticulus frontalis s. magnus s. fronto-parietalis zeigt noch die von der Maceration verschont gebliebene Membrana fonticularis, gleich allen übrigen Fontanellen dieses Schädels. Die größte sagittale Ausdehnung der Stirnfontanelle beträgt gegen 14 mm, die größte quere Ausdehnung 15 mm. Die Mitte der Fontanellmembran wird von einem großen runden Loche durchbohrt, welches künstlich gemacht ist und zur Aufnahme eines Eisenstabes dient, der anderseits das Foramen occipitale magnum durchsetzt und zur Aufstellung des Schädels dient.

Der Fonticulus occipitalis, ebenso die beiden lateralen Fontanellen sind bereits geschlossen, lassen sich am getrockneten Schädel als Knochenlücken nicht mehr nachweisen, indem die bezüglichen Knochenränder dicht aneinander liegen.

Ganz besonders ziehen die medialen Ränder der beiden Stirnbeinhälften die Aufmerksamkeit an. Sie treten nämlich vor der großen oder Stirnfontanelle, im supranasalen Gebiete und im mittleren Teile ihrer Länge, also an drei Stellen zusammen und weichen zwischen diesen drei Stellen, also zweimal ansehnlich auseinander,

Digitized by Google

wodurch eben zwei knochenfreie, je von der Membrana fonticularis eingenommene Lücken, die Fonticuli interfrontales superior et inferior zustande kommen. Im einzelnen ist über beide das Folgende hervorzuheben.

1) Der Fonticulus interfrontalis inferior[1] beginnt schmal 11 mm oberhalb der Sutura nasofrontalis, verbreitert sich hierauf ziemlich symmetrisch, erreicht nach einem Verlaufe von 7 mm mit 5 mm seine größte Breite und verschmälert sich im Aufsteigen etwas langsamer, als er sich von unten her erweiterte. Seine ganze Längenausdehnung beträgt gegen 15 mm. Die ganze Fontanelle ist hiernach vierseitig gestaltet und mit einem oberen und unteren stark ausgezogenen oder spitzen, und zwei lateralen stumpfen Winkeln versehen. Die vier Knochenränder, die zur Bildung der Fontanelle Verwendung finden, sind nicht geradlinig begrenzt, sondern im allgemeinen konvex medianwärts gebogen, im besonderen aber durch mehrere kleine Einkerbungen in kleine, medianwärts konvexe Teile zerlegt.

Aufwärts vom oberen Ende dieser Fontanelle folgt die erwähnte mittlere Aneinanderlagerung der beiden Stirnbeinhälften auf eine Strecke von 15 mm hin. Auch hier sind die Knochenränder nicht geradlinig, sondern durch eine Anzahl von kleinen Einkerbungen wellig gestaltet.

2) Jenseits dieser Aneinanderlagerung weichen die medialen Ränder beider Stirnbeinhälften neuerdings auseinander zur Ausbildung des langgestreckten Fonticulus interfrontalis superior. Dessen Länge beträgt 20 mm, die größte Breite 5 mm. Seine Form ähnelt im ganzen der vorher betrachteten Fontanelle, d. h. es ist eine obere und untere lang ausgezogene Spitze und zwei seitliche stumpfe Winkel vorhanden.

Die symmetrische Form der Fontanelle wird jedoch etwas beeinträchtigt durch die Gegenwart einer kleinen medialen Ausbiegung, die auf Taf. VII mit der Ziffer *4* bezeichnet ist und der rechten Stirnbeinhälfte angehört. An sich ist diese Ausbiegung nichts Besonderes, sondern nur eine Fortsetzung der bereits beschriebenen, zwischen Einkerbungen der Knochenränder gelegenen kleinen Konvexitäten. Die vier Seiten dieser Fontanelle sind daher, wie in der vorher beschriebenen, im ganzen zwar medianwärts konvex, aber durch Einkerbungen in kleine konvexe Teile zerlegt.

[1] Nach SCHWALBES Bezeichnung Fontanella metopica (medio-frontalis).

Digitized by Google

Jenseits des oberen (hinteren) Endes dieser Fontanelle treten die medialen Ränder beider Stirnbeinhälften auf eine Strecke von 10 mm zum letztenmal zusammen und bilden so die Stelle der oberen oder hinteren Vereinigung. Hinter dieser Stelle weichen die medialen Ränder rasch auseinander und gehen nun, unter vorderer Begrenzung der Stirnfontanelle, in den hinteren Rand, Margo coronalis des Stirnbeines über.

Beurteilung.

Die Fontanellen denkt man sich im allgemeinen so zustande gekommen, daß an den Stellen der zukünftigen Winkel der flachen Knochen die Knochenränder infolge des von bestimmten Punkten ausgehenden radiären Flächenwachstums später zur gegenseitigen Berührung kommen, als an den zwischen den Winkeln gelegenen, den späteren Margines entsprechenden Stellen. Die rundliche Scheibenform der betreffenden Knochen im frühen Alter erzwingt die Gegenwart von Fontanellen aus rein mechanischen Gründen. So verhält es sich zunächst mit den normalen Fontanellen; jedem drängt sich bei der geringsten Aufmerksamkeit dieser Gedanke auf; von jeher ist diese Annahme auch Überzeugung gewesen. So entstehen die normalen Fontanellen, nicht anders aber auch die nasofrontale am Nasion, die schon zu den ungewöhnlichen oder anormalen Fontanellen gerechnet werden muß, ihrer Seltenheit wegen. Man muß sich hier fragen, warum denn die supranasale Fontanelle so selten zur Ausbildung gelangt? Als Antwort wird man nicht verlegen sein anzugeben, daß man Altersstufen der Fontanellen zu unterscheiden habe. Sie sind anfangs relativ groß und nehmen in der Folge an relativer Größe ab, obwohl sie an absoluter Größe lange Zeit hindurch zunehmen können. Man wird nicht irren, wenn man behauptet, daß die supranasale Fontanelle auf früher Entwicklungsstufe eine ganz gewöhnliche Erscheinung sei, deren absolute Größe allerdings sehr klein ist.

Wie verhält es sich mit dem Fonticulus interfrontalis superior und inferior? Kann man die gleiche Betrachtungsweise auch auf sie ausdehnen, da es sich hier doch nicht um an der Berührung gehinderte Knochenwinkel, sondern um die Anlagerungsverhinderung langgestreckter Knochenränder handeln muß? Dennoch gelangt man mit der Anwendung der gleichen Betrachtungsweise auf die erwähnten beiden interfrontalen Fontanellen weiter, als es anfänglich möglich scheint.

Digitized by Google

Was zuerst den Fonticulus interfrontalis superior betrifft, welcher der großen Fontanelle nahe liegt, so muß man sich daran erinnern, daß die große Fontanelle auch bei gleichalterigen Kindern eine sehr verschiedene Ausdehnung besitzen kann. Vor allem kann der frontale Arm dieser Fontanelle, von den vier Armen ohnedies schon der längste, an Länge sich bis gegen das nasale Gebiet hin erstrecken. Ausdehnungen bis zum intertuberalen Gebiet sind gar nicht selten. Denkt man sich nun den vorderen Arm der großen Fontanelle, der einigermaßen groß sein soll, durch eine knöcherne Einschnürung in zwei Teile geteilt, so liegt eine Erklärung für das Vorhandensein des Fonticulus interfrontalis superior bereits vor; er ist ein durch eine Nahtstelle abgetrennter vorderer Teil der großen Fontanelle. Diese Abtrennung kann auf die Form des großen hinteren Restes der großen Fontanelle nicht ohne Rückwirkung bleiben: die große Fontanelle (in Wirklichkeit deren hinterer Rest) ist dann nicht allein kleiner, sondern auch in ihrer Form verändert. So erblicken wir sie in der Tat in unsrer Figur. Die einschnürende Stelle liegt bei *6*. Die Fontanelle *4* ist ein vorderer Teil der großen Fontanelle, deren hinterer Rest bei *5* vorliegt. In dieser Weise hat bereits SCHWALBE das Zustandekommen der Fontanelle *4* ausgelegt, indem er sagt[1]: »Es kommt vor, daß dies vordere Ende (der großen Fontanelle) länger offen bleibt, als der unmittelbar nach hinten davon gelegene Teil; so kann das vordere Ende der großen Fontanelle, ich möchte sagen als ‚sekundäre' Fontanelle abgeschnürt werden.« SCHWALBE ist daher der Anerkennung dieser Fontanelle als einer wahren abgeneigt, indem er bemerkt: »Ich kann also nur die Existenz einer unteren medio-frontalen Fontanelle als bewiesen ansehen und werde im Folgenden nur die Bildungen dieser beschreiben, ohne mich auf die Frage der möglichen Existenz zweier Frontalia media (MAGGI) einzulassen.«

Man wird SCHWALBE auf Grund der vorgeschlagenen Betrachtungsweise nicht unrecht geben dürfen, wenn er den Fonticulus *4* als eine sekundäre Fontanelle bezeichnen will. Aus einer großen Fontanelle sind durch Teilung zwei kleinere hervorgegangen; sicher nicht ohne morphologische Ursache, nicht ohne vergleichend-anatomische Grundlage. Wenn aber der vordere Teil der großen Fontanelle als sekundäre Bildung bezeichnet werden darf, muß dann

[1] Über die Fontanella metopica (medio-frontalis) und ihre Bildungen. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. III. Heft 1. S. 101.

Digitized by Google

nicht auch der zurückgebliebene hintere Rest als ein neues, sekundäres Gebilde bezeichnet werden? Das ist doch gewiß der Fall.

Wenden wir uns nunmehr zum Fonticulus interfrontalis inferior. Es steht nichts im Wege, selbst auf ihn die erwähnte Betrachtungsweise anzuwenden. Denken wir uns den vorderen Arm der großen Fontanelle bis in das intertuberale Gebiet des Stirnbeins hinein ausgedehnt. Fälle dieser Art sind bekannt. Statt einer kleinen hinteren Einschnürung im vorderen Arm der großen Fontanelle bedarf es nur einer ausgedehnteren Einschnürung durch die wachsenden medialen Ränder der beiden Frontalia, und das Bild des Fonticulus interfrontalis inferior ist gewonnen. Sicher vollzieht sich diese ausgedehntere Einschnürung, oder negativ ausgedrückt, das Zurückbleiben der Ossifikation an der Fontanellstelle, wiederum nicht ohne morphologische Ursache, ohne vergleichend-anatomische Grundlage. Wir haben dann in dem Fonticulus interfrontalis inferior, wenn man will, unsrer bisherigen Betrachtungsweise zufolge eine zweite sekundäre Fontanelle vor Augen.

Treten aber im großen vorderen Arm der großen Fontanelle statt einer einzigen ausgedehnten Einschnürung zwei kleinere Einschnürungen auf, in unsrer Figur bei *6* und *7*, so liegen nunmehr drei sekundäre Fontanellen vor: der Rest der großen, bei *5*; die interfrontale obere, bei *4*; und die interfrontale untere, bei *3*.

Ich habe schon hervorgehoben, daß man, um aus der primären großen Fontanelle die drei sekundären kleinen zu gewinnen, ein örtlich gesteigertes Wachstum der beiden Frontalia zugrunde legen kann; denn aus einem solchen entwickeln sich die Einschnürungen. Aber man kann auch, wie ebenfalls bereits angedeutet, die offen bleibenden Stellen als einen Ausdruck örtlich verminderten Wachstums der Frontalia auffassen. Ja es ist möglich, daß in Wirklichkeit eine Kombination von hier vermehrtem, dort vermindertem Wachstum der Knochen das Endergebnis herbeiführt.

Gerade die Annahme eines örtlich verminderten Wachstums bringt eine neue Erklärungsweise gewisser Fontanellen zu hoher Bedeutung, wie sie zuerst von ZANOTTI versucht worden ist. In dieser Hinsicht ist es nützlich sich daran zu erinnern, daß nicht allein die Schädelbasis von einer Anzahl von Löchern durchsetzt wird, welche dem Durchtritte von Nerven, Gefäßen und besonderen Gängen dienen, sondern auch das Schädeldach. Die Foramina parietalia kommen hier zunächst in Betracht. Sie nehmen ihren Ausgangspunkt von einem median gelegenen Foramen parietale impar,

Digitized by Google

das auch beim erwachsenen Menschen als Hemmungsbildung noch hier und da zur Beobachtung gelangt, häufiger beim Orang gefunden wird, zuerst aber bei den fossilen Stegocephalen als konstantes Gebilde vorkommt. Man kennt es ferner bei einer großen Anzahl ausgestorbener und recenter Tierformen und hat es bekanntlich in Beziehung gebracht zu der Epiphysis diencephali.

Ganz in derselben Weise nun deutet Zanotti den Fonticulus interfrontalis inferior (= Fontanella metopica) als den Rest eines Loches, welches ehemals der Paraphysis diencephali der unteren Vertebraten entsprach. Unter 30 Larven von *Triton taeniatus* fand Zanotti in der Tat zwei, welche ein der Paraphysis entsprechendes Foramen frontale erkennen ließen.

Bei dieser Gelegenheit kann ich nicht umhin, auch des wichtigen vorderen Neuroporus des Medullarrohres der Wirbeltiere zu gedenken. Es ist denkbar, daß der Situs des vorderen Neuroporus und dessen endliche Verschließung seinen Einfluß unter besonderen Umständen bis auf die Ossifikation des Schädels erstreckt. Die Stelle des Fonticulus supranasalis (= nasofrontalis), wenn nicht gar des Fonticulus interfrontalis inferior, wäre der Platz, der für einen solchen Einfluß zuerst in Betracht kommen müßte.

Ob man auf diesem Wege der Erklärung in der Zukunft erfolgreicher sein wird, als es gegenwärtig der Fall sein kann, steht dahin; doch ist es besser, in Erklärungsversuchen vorläufig eher etwas zu weit auszugreifen, als zu kurz.

Wieder auf einem andern Boden steht die Thorie von Maggi. Dieser um die Kenntnis der frontalen Fontanellen sehr verdiente Forscher nimmt als ursprüngliche Bestandteile des Stirnbeins jederseits außer einem Präfrontale und Postfrontale zwei Hauptstücke an, zwei Frontalia media. Der Fonticulus interfrontalis inferior (= metopicus) entspricht nach ihm der Vereinigungsstelle dieser vier Frontalia media. Doch sind auch hier die Beobachtungen noch nicht ausreichend, um Sicherheit für das Urteil zu gewähren.

Schwalbe endlich erblickt in der unteren interfrontalen Fontanelle versuchsweise ein Zeichen von progressiver Entwicklung. Diese progressive Variation würde im Zusammenhang stehen mit einer stärkeren Entwicklung der Stirnlappen des Endhirns.

Sehen wir zum Schlusse zu, welche Endergebnisse die drei Fontanellen unsres Schädels geliefert haben könnten, wenn das betreffende Kind am Leben geblieben wäre. Im einfachsten Fall konnten alle drei Fontanellen zu normaler Verschließung kommen.

Digitized by Google

Oder es konnten Fontanellknochen verschiedener Art in jeder der drei Fontanellen zur Ausbildung gelangen. Endlich konnten in jeder dieser Fontanellen Narbengebilde als Reste mangelhafter Verknöcherung entstehen. Narbengebilde wurden bisher nur in der Gegend der unteren Interfrontalfontanelle gesucht und gefunden. Aber es ist zu vermuten, daß sie in der Folge im Gebiete aller Fontanellen gefunden werden.

Erklärung der Abbildung.

Tafel VII.

Schädel eines Kindes aus den ersten Wochen extrauterinen Lebens. Aufnahme von vorn oben. 1/1. Trockenpräparat.

1 Frontale dextrum; *2* Frontale sinistrum; *3* Fonticulus interfrontalis inferior; *4* Fonticulus interfrontalis superior; *5* Fonticulus magnus s. bregmaticus; *6* Gegend der oberen Einschnürung des vorderen Armes der großen Fontanelle; *7* Gegend der mittleren Einschnürung; *8* Gegend der unteren Einschnürung.

Der vordere Arm der großen Fontanelle ist hiernach im vorliegenden Fall, nach vorhandenen Beispielen, bis gegen das nasale Gebiet reichend angenommen: nicht zur Erklärung der beiden interfrontalen ungewöhnlichen Fontanellen — diese hat auf morphologischem Wege zu erfolgen —, sondern zu anschaulicher Umschreibung.

Digitized by Google

Suturae supranasales.

Die supranasalen Nähte des Stirnbeins; Ossa supranasalia spurium et verum.

Von

A. Rauber.

Mit Tafel VIII.

Über die supranasalen Nähte des Stirnbeins ist durch die Untersuchungen von SCHWALBE[1] helles Licht verbreitet worden. Während man früher sich teils mit ganz oberflächlichen Angaben begnügte, teils die Lösung der Frage auf ungenügenden Wegen suchte, ist nunmehr durch die Berücksichtigung jener beiden Wissenschaften, die so oft schon in dunklen Gebieten Aufschluß brachten, nämlich der Entwicklungsgeschichte und der Vergleichenden Anatomie, ein über fast alle einzelnen Punkte sich erstreckendes Verständnis erzielt worden.

Die wesentlichen Ergebnisse sind mit den Worten des Autors folgende: »Man hat sich beim Menschen den Verschluß des letzten Abschnittes der Stirnnaht, des supranasalen, nicht so zu denken, daß die Stirnnaht hier, wie an den übrigen Stellen, einfach synostosiert. Vielmehr kombinieren sich hier mit dem erstmaligen Schluß sekundäre Bildungen, welche in Knochenlamellen bestehen, die von der Seite her sich zur Mittellinie herüberschieben und sich hier entweder zu einer sekundären supranasalen Naht vereinigen,

[1] G. SCHWALBE, Über den supranasalen Teil der Stirnnaht. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. III. S. 208—220. — Fontanella metopica und supranasales Feld. Anatom. Anzeiger. Bd. XXIII. Heft 1. 1903. — Über die Stirnnaht bei den Primaten. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. VII. Heft 3. 1904.

Digitized by Google

oder die Mittellinie nicht ganz erreichen, so daß ein medialer Streifen der primären Stirnbeinfläche erhalten bleibt, der sich nun jederseits durch eine Pseudonaht von dem lateralen Flügel abgrenzt.«

Der von beiden Pseudonähten eingeschlossene Teil des Stirnbeins hat nach SCHWALBE ursprünglich dreiseitige Form und wird daher supranasales Dreieck genannt; als eine Formvariation dieses Dreiecks ist das mehr rechteckig gestaltete supranasale Feld zu betrachten.

Bei der Obliteration des letzten sekundären supranasalen Abschnittes der Stirnnaht treten quere Linien und Zähne auf, eine Erscheinung, die sich an das bei der Obliteration andrer Nähte Beobachtete anschließt. Als letzter Rest der von beiden Seiten ineinandergreifenden Zacken erscheinen dann unregelmäßige quere Linien oder Furchen.

Die Ausbildung der sekundären Knochenlippen oder Knochenschuppen scheint SCHWALBE verständlich unter der Annahme, daß mit der Berührung der beiden Frontalia an ihren Rändern in der Sutura frontalis sich zwar sehr bald die eigentliche Randproduktion von Knochensubstanz erschöpft, was zu der normalerweise früh eintretenden Verschmelzung der beiden Frontalia führt, aber nicht die Bildung oberflächlicher Knochenschichten, die nunmehr als rein periostale zu bezeichnen sind.

Da die Ossifikation sich von den Tubera frontalia aus in radiärer Richtung vorschiebt, so wird zugleich die Form des supranasalen Dreiecks verständlich. Die sekundäre Knochenlippe befindet sich oben viel näher der der andern Seite als unten über der Nasenwurzel, da die Mediane der Nasenwurzel weiter entfernt vom Tuber frontale ist, als die Gegend des oberen Endes der Knochenlippen. Aus demselben Grund muß die Bildung der sekundären Stirnnaht oben früher eintreten als unten.

Bei dieser Sachlage ist es nach SCHWALBE nicht ausgeschlossen, daß die oberflächliche Knochenproduktion, welche zur Bildung der supranasalen sekundären Stirnnaht führt, sich noch einmal wiederholt. Verschiedene Schädel zeigten Andeutungen einer solchen Wiederholung. Der supranasale mediane Knochenstreifen ist in SCHWALBES Liste von Kinderschädeln siebenmal vertreten, am frühesten bei einem $1^2/_{12}$ Jahre alten Kinde, am spätesten bei einem $4^7/_{12}$ Jahre alten.

Bis zum 9. Monat des Säuglingsalters sind nach der SCHWALBE-

Digitized by Google

schen Tabelle sämtliche Kinderschädel Stirnnahtschädel. Von diesem Zeitpunkt an treten sie zerstreut in der Liste auf.

Bei den Stirnnahtschädeln gestaltet sich die Ausbildung der supranasalen Gegend des Stirnbeins begreiflicherweise etwas verschieden. Im allgemeinen trat, wie sich erwarten ließ, eine Verzögerung der Knochenbildung auf. Kinderschädel mit bereits geschlossener Stirnnaht können es schon bis zu einer sekundären supranasalen Naht gebracht haben, während Stirnnahtschädel erst die Stufe des supranasalen Dreiecks zeigen. Erst vom 6. Lebensjahre an ist auch an Stirnnahtschädeln die sekundäre supranasale Stirnnaht ausgebildet.

Was erwachsene Schädel betrifft, so handelt es sich bei der Frage nach der Bedeutung der hier vorhandenen, in unvollkommener Weise oft beschriebenen Reste der Stirnnaht nach SCHWALBE unzweifelhaft nur um Reste der sekundären supranasalen Naht. Noch bei Erwachsenen, wie schon oben erwähnt, lassen sich hier und da Anzeichen von neuer Schuppenbildung wahrnehmen.

Wer hätte erwarten sollen, daß auf einem anscheinend so unbeträchtlichen Gebiet sich eine so ansehnliche Ausbeute unerwarteter, ja auffallender Ergebnisse werde gewinnen lassen? Dennoch schien mir eine Lücke vorzuliegen. Die aufgezählten Ergebnisse sind nämlich ausschließlich auf dem Wege der Untersuchung des Oberflächenreliefs von Stirnbeinen verschiedenen Alters gewonnen worden. Eine sich anschließende Ausnützung von Knochenschliffen aus der supranasalen Gegend von kindlichen und erwachsenen Stirnbeinen mußte ohne Zweifel die Sicherheit der erhaltenen Ergebnisse erhöhen, Ergänzungen verschiedener Art liefern, unsre Kenntnisse auf diesem Felde erweitern.

Aus diesem Grunde habe ich eine Nachprüfung der Angelegenheit an Knochenschliffen vorgenommen und teile im folgenden die hierbei gemachten Beobachtungen mit.

Neugierig, wie sich zunächst an einem erwachsenen Stirnbein, welches ein scharf begrenztes supranasales Feld enthielt, die Dinge an Schliffen ausnehmen würden, verwendete ich das ausgesägte, parallelepipedische supranasale Knochenstück dieses Stirnbeins zur Anfertigung von Schliffen. In gleicher Weise wurde mit einem jugendlichen Stirnbein verfahren, welches supranasal eine sehr scharf ausgesprochene mediane sekundäre Stirnnaht enthielt, während weiter oben die primäre Stirnnaht längst geschlossen war und keinerlei Spuren hinterlassen hatte. Aber es sollte auch in Erfahrung ge-

Digitized by Google

bracht werden, wie sich die längst synostosierte Stirnnaht Erwachsener im Innern des Knochens verhält, nachdem äußerlich alle Spuren der Naht in der ganzen sagittalen Ausdehnung des Stirnbeins geschwunden sind. Mußte nicht im Innern des erwachsenen Stirnbeins ein medianer Streifen von Compacta erwartet werden, welcher der ehemaligen Stirnnaht entsprach und an ihre Stelle getreten war?

1. Schliffe durch das supranasale Feld des erwachsenen Stirnbeins.

Man erkennt in Fig. 1 das künstlich gezogene Rechteck *r* und von ihm umschlossen das supranasale Feld als einen median gelagerten Streifen, welcher jederseits durch kleine Fissuren von der Umgebung geschieden wird. Das Rechteck *r* wird ausgesägt, nachdem ein feiner Drillbohrer vorgearbeitet hatte, um die Einführung des Sägeblattes zu gestatten.

Der mediane supranasale Streifen von 2,5 bis 3 mm Breite liegt, wie man auch an Fig. 1 erkennt, stellenweise ein klein wenig tiefer, als seine seitliche Nachbarschaft; deutlicher noch ist seine bezügliche Lage an den alsbald zu beschreibenden Schliffen wahrnehmbar.

Um diese Schliffe herzustellen, wird das ausgesägte rechteckige Knochenstück in eine Anzahl dicker Querscheiben zerlegt und einige dieser durch Schleifen auf die geeignete, um ein Auseinanderfallen der Teile zu verhüten, nicht allzu große Dünne gebracht.

Zwei dieser Schliffe sind in den Fig. 2 und 3 abgebildet, ein unterer und ein oberer. Ihre Eigentümlichkeiten sind auf den ersten Blick äußerst frappant; sie enthalten mehrfach Unerwartetes. Insbesondere fällt auf, daß die Fissuren mehr oder weniger deutlich die ganze Dicke der Knochenplatte zu durchsetzen scheinen. Im einzelnen ist von den Schliffen folgendes hervorzuheben.

1. Unterer Schliff (Fig. 2).

Der obere Rand der Figur entspricht der äußeren Oberfläche des Stirnbeins. Der obere Rand bildet keine gerade, auch keine fortlaufende Linie, sondern besteht aus drei unterbrochenen Teilen. Der linke und rechte Teil sind deutlich konvex; der mittlere Teil dagegen ist fast gerade, oder nur ganz schwach konvex. Vereinigt man den linken und mittleren Teil der ganzen oberen Grenzlinie miteinander, so neigen sich beide ein wenig gegen den Anfang des rechten Teiles.

Der untere Rand der Figur ist im Mittelteil stark konvex

Digitized by Google

nach unten ausgebogen. Gegen diesen Vorsprung des Mittelteils neigen sich in konkaver Kurve der linke und rechte Seitenrand tief herab.

Wie die obere und die untere Grenzlinie, so zeigt auch die zwischen ihnen liegende Knochenmasse sich in drei Teile gegliedert durch die Gegenwart von zwei nicht ganz einheitlichen schmalen Fissuren. Die dem Beobachter links gelegene Fissur läßt sich in ihrem schräg medianwärts gerichteten Verlauf, mit kleinen Unterbrechungen durch Brücken von Knochensubstanz, bis in die Nähe des Gipfels des medianen Vorsprungs verfolgen. Die rechte Knochenplatte (*d*) sendet hiernach einen schmalen Ausläufer gegen das dicke Mittelstück (*m*) in die Tiefe und hilft es verstärken.

Die dem Beobachter rechts liegende Fissur zieht in der ersten, äußeren Hälfte ihres Verlaufs nach einer kleinen lateralen Abbiegung vertikal in die Tiefe, verliert aber darauf ihre Einheitlichkeit und wird in der zweiten Hälfte ihrer Bahn ergänzt durch eine Anzahl ihre Richtung fortsetzender Löcher, welche durch Brücken von Knochensubstanz voneinander geschieden werden. Eine Einkerbung der unteren Grenzlinie ist wohl als Ort der eigentlichen Endigung dieser Fissur zu vermuten.

Wie verhält sich am vorliegenden Schliffe die kompakte und spongiöse Knochensubstanz?

Die rechte Knochenplatte (*d*) besteht fast ganz aus kompakter Substanz; nur die tiefste Schicht ist von einer etwas mehr lockeren Beschaffenheit. Die linke Knochenplatte, mächtiger als die rechte, ist in der äußeren Hälfte rein kompakt; die ganze innere Hälfte dagegen zeigt ein etwas lockreres Gefüge.

Das dicke Mittelstück ist im äußeren Drittel ziemlich rein kompakt. Der ganze in die Tiefe gehende Vorsprung, der die rechte Platte zweimal, die linke $1^1/_2$mal an Dicke übertrifft, hat ganz das Gefüge dichter Spongiosa, wie der spongiöse Anteil der benachbarten Seitenplatten.

2. Oberer Schliff (Fig. 3).

Der zweite Schliff ist von einer wenige Millimeter oberhalb gelegenen Stelle genommen und unterscheidet sich von dem vorhin betrachteten nicht wesentlich. Der Eingang in die dem Beschauer links liegende Spalte ist weit geöffnet. Daran schließt sich ein kurzer enger Spaltenteil, der senkrecht abwärts geht und mit einer rundlichen Erweiterung endet. Weiter in der Tiefe jedoch macht

Digitized by Google

sich neuerdings eine Spalte geltend, welche in schräger Richtung gegen den mittleren Vorsprung des Knochens zieht und in verminderter Stärke, in Form einer feinen Linie, an der freien Oberfläche aufhört. Es ist leicht, diesen schrägen Furchenteil und auch das äußere gerade absteigende Furchenstück auf die dem Beschauer links gelegene Spalte der vorigen Figur zu beziehen.

Die rechts gelegene Furche hat deutlichen Eingang, durchzieht darauf in welliger Bahn den Knochen bis etwa zur Mitte seiner Dicke und hört mit einer rundlichen Erweiterung auf. Eine Fortsetzung dieser Furche in größere Tiefe läßt sich nicht wahrnehmen.

Das Mittelstück (*m*) dieses Schliffes ist unsymmetrisch gestaltet, wie im vorigen Fall, seine quere Ausdehnung an der äußeren Oberfläche etwas geringer, seine Dicke die gleiche. Das Verhältnis der kompakten zur spongiösen Substanz ist das gleiche geblieben.

Beurteilung.

Wenn die Schwalbesche Lehre von den supranasalen Nähten richtig ist — und ich habe mich oben bereits für ihre Richtigkeit ausgesprochen —, so erhebt sich die Frage zuerst: Wo befindet sich in den beschriebenen Figuren der primäre Teil des Stirnbeins, derjenige, der die primäre Frontalnaht entstehen ließ und der in der Folge von seitlichen periostalen Knochenbildungen, aber auch vom eignen Periost ausgehenden Knochenwucherungen überflutet ward? Er ist nirgends wahrzunehmen. Ebensowenig ist eine sekundäre mediane Frontalnaht vorhanden. Statt einer solchen liegen vielmehr zwei laterale, inkomplete und teilweise nicht bis zur inneren Oberfläche durchgreifende Spalten vor, die ohne Zweifel mit gefäßhaltigem Periost gefüllt waren, gleich den freien Flächen des Knochens: Pseudonähte nach der früheren Auseinandersetzung.

Aber diese Spalten sind großenteils durchgreifender, die innere Oberfläche mit der äußeren verbindender Art, wenn auch während des Verlaufes der Spalten in die Tiefe einzelne Knochenbrücken nicht fehlen. Durchgreifende Spalten im Bereich dieser Pseudonähte vertragen sich aber mit der vorgetragenen Lehre in keiner Weise, sondern schließen sie einfach aus.

Was bleibt nun also zu tun übrig? Man könnte den Wunsch aussprechen, es möchten sämtliche Knochenschliffe des vorliegenden Objekts gezeichnet und in ein graphisches Gesamtbild des vorhandenen Pseudonähte vereinigt werden. Dann ließe sich vielleicht eine verbesserte Einsicht gewinnen. Aber es läßt sich leicht die

Digitized by Google

Einwendung entgegenstellen, daß der Haupttatbestand durch alle folgenden Knochenschliffe keine wesentliche Veränderung erfahren würde, folglich auch nicht das Urteil.

Ganz in der Ordnung wäre dagegen der Vorschlag, Schliffserien von andern, ähnlichen Fällen herzustellen und die betreffenden Funde zur Grundlage des Urteils zu machen. Bereits oben habe ich einen dahingehenden Wunsch für Kinderschädel ausgesprochen.

Dennoch kommt die Aufklärung und Lösung des Konfliktes von ganz andrer Seite. Sie kommt nämlich von einer genaueren Berücksichtigung der inneren Ränder der Fig. 2 und 3. Hat man am Schädel das supranasale Knochenstück des Stirnbeins der Fig. 1 ausgesägt und die Querschliffe aus diesem hergestellt, so vergißt man nur zu leicht einen wichtigen Umstand. Mich selbst brachte erst die peinliche Lage, in welche ich mich durch das Dilemma von zwei sich widersprechenden Tatbeständen versetzt sah, zu weiteren Nachforschungen. Erst als ich einen der Querschliffe in die entstandene Schädellücke einzupassen versuchte, ergab sich in überraschender und zugleich gänzlich befriedigender Weise die Klärung der Sachlage. Denn es stellte sich heraus, daß die erwähnten Innenränder der Fig. 2 und 3 nicht der Innenfläche des Stirnbeins entsprechen, sondern der Außenwand des Sinus frontalis. Die Innenränder der Fig. 2 und 3 sehen also gegen den Sinus frontalis. Der starke mediane Vorsprung des Mittelstückes dieser Figuren gehört nicht der Crista frontalis (interna) an, sondern einem unvollständigen Septum sinuum. Was bei den komplizierten inneren und äußeren Resorptions- und Appositionsvorgängen im vorliegenden Falle als primärer Stirnbeinrest in Anspruch zu nehmen wäre, läßt sich kaum mit Sicherheit angeben; ich bleibe aber bei der Behauptung stehen, in beiden Figuren sei nichts vom primären Stirnbein mehr enthalten, alles vielmehr späteres periostales Erzeugnis.

Gerade weil es sich so verhält, wird das erwähnte Dilemma aufgehoben. Die bis in den Sinus frontalis durchgreifenden Spalten bilden jetzt keinen Einwand mehr gegen die vorgetragene richtige Lehre. Denn an der ganzen Innentafel des Stirnbeins ist, wie hier hervorgehoben werden muß, keine Spur von Furchen zu bemerken, welche zu den äußeren supranasalen Furchen in irgendeine Beziehung gebracht wernen könnten.

Was andre, in Schnittserien zu zerlegende verwandte Fälle von supranasalen medianen Platten betrifft, so denke ich dabei vor allem an einen von mir selbst beschriebenen Fall dieser Art (Ana-

Digitized by Google

tomischer Anzeiger Bd. XXII, 1902, S. 220, Fig. 6). Die dort abgebildete supranasale mediane Knochenplatte ist allseitig gegen ihre Umgebung abgegrenzt durch eine große Anzahl kleiner übereinanderliegender Rinnen und Eindrücke, welche sich zu beiden Seiten der medianen Knochenplatte befinden und Spuren von ehemaligen Nähten ähneln. Die äußere Oberfläche der medianen Knochenplatte ist von glatter, gleichmäßiger Beschaffenheit, hat eine Höhe von 15 mm, beginnt schmal im Mittelteil der Sutura nasofrontalis, verbreitert sich nach oben allmählich bis zu 7 mm und endet rasch verjüngt an dem Rest einer feinen Sutura frontalis. Der nasale Teil des Stirnbeins ist vorn median etwas auseinandergetrieben durch einen ungewöhnlichen keilförmigen Stirnfortsatz beider, im oberen Teil miteinander verschmolzenen Nasenbeine. An das obere Ende dieses Keiles schließt sich die erwähnte supranasale mediane Knochenplatte mit ihrem unteren Ende unmittelbar an, durch eine Naht von ihm getrennt.

Diese mediane supranasale Knochenplatte aus ihrer weiteren Umgebung herauszusägen, in quere Knochenschliffe zu zerlegen, diese auf ihre inneren Verhältnisse prüfen und mit den Ergebnissen des ersten Falles vergleichen zu können, wäre ich sehr geneigt; anderseits wünsche ich gerade dieses Objekt unversehrt zu erhalten. Ich entscheide mich zu letzterem Verhalten um so eher, als ich die betreffende mediane Knochenplatte nicht mehr wie früher als ein Os supranasale zu betrachten geneigt bin, sondern lieber im Sinne der SCHWALBEschen Lehre beurteile.

Immerhin möchte ich derartig umgrenzte besondere Knocheninseln der supranasalen Gegend nach berühmten Vorgängern als Ossa supranasalia spuria bezeichnen.

Gibt es denn aber auch Ossa supranasalia vera? Man wird sie beim Erwachsenen gegenwärtig nicht leicht mehr suchen dürfen, wohl aber an Kinderschädeln. Vielleicht sind solche in der Literatur bereits enthalten. Sicher bilden sie ein sehr seltenes Vorkommnis. Ist doch schon der Fonticulus supranasalis von VELPEAU eine ausnehmende Seltenheit.

An einem Fötus, den VELPEAU mit der Zange extrahierte und gemeinsam mit MALGAIGNE untersuchte, zeigte sich in der Mitte der Sutura nasofrontalis eine ganz knochenfreie Stelle von acht Linien Breite und 10 Linien Länge. Die Möglichkeit der Ausbildung eines Fonticulus supranasalis wird also nicht zu bestreiten sein. Wie viele

Digitized by Google

derartige Fälle in der Literatur seitdem verzeichnet worden sind, entzieht sich meiner augenblicklichen Kenntnis.

Wenn nun schon Fälle von Fonticulus supranasalis jedenfalls zu den Seltenheiten gehören, wie viel seltener müssen dann erst Fontanellknochen sein, die auf ihrer Grundlage erst zur Ausbildung gelangen können! Ossa supranasalia vera also darf man nicht in großer Häufigkeit erwarten. Da jedoch gegenwärtig der Blick auf Vorkommnisse solcher Art geschärft ist, so wird man jene an Kinderschädeln, die in den Sammlungen der Zukunft eine größere Rolle spielen werden, als bisher, früher oder später auch finden.

2. Die supranasale mediane Stirnnaht des kindlichen Stirnbeins.

Fig. 4 zeigt oberhalb der reichgezackten und vielgefurchten Incisura nasalis des Stirnbeins eines fünfjährigen Kindes den größeren Teil der mediangelagerten sekundären Stirnnaht bei dreifacher Vergrößerung. Sie beginnt an der Incisura nasalis und erstreckt sich auf eine Länge von 15 mm nach oben, wo sie plötzlich aufhört. Auf dem Bilde ist ihre ganze Länge nicht sichtbar, denn der zunächst folgende Teil ist zu einem Schliff verwendet worden. Das obere Ende der Naht dagegen befindet sich auf dem großen Stirnbeinrest, der nach Absägung des hier photographierten nasalen und supranasalen Gebietes noch übrig ist.

Betrachtet man nun die durch die Säge hergestellten beiden Schnittflächen, oder den zwischen ihnen Platz nehmenden Schliff, so gewahrt man ein fast übereinstimmendes Bild. Von der Außenfläche des Stirnbeins zieht sich, wie Fig. 5 deutlich genug erkennen läßt, eine feine mediane Spalte in mehrfachen kleinen Krümmungen zuerst ein wenig in gerader Richtung, dann nach rechts in die Tiefe bis über die Mitte der Dicke des Knochens hinaus; dann verschwindet die Spalte innerhalb der an die Innentafel grenzenden Spongiosa. Auf beiden Seiten ist die Spalte begrenzt von einer dünnen Lage von kompakter Substanz, welche alle Krümmungen der Spalte mitmacht und keine Unterbrechung besitzt. Wie die Spalte, so endigt auch die beiderseits sie begrenzende Compacta unter allmählicher Verdünnung in den tiefen Schichten der Diploë. Die äußeren Enden des kompakten Belages der Spalte setzen sich unmittelbar in die Tabula externa fort.

An der Tabula interna ist keine Nahtspur vorhanden, obwohl doch einmal eine Naht, die primäre Stirnnaht, hier vorhanden war.

Digitized by Google

Daß die vorliegende Spalte einer sekundären und nicht einer primären Bildung angehöre, läßt sich von hier aus nicht beweisen, aber auch nicht das Gegenteil.

Fertigt man von dem gleichen Stirnbein, das in Fig. 4 abgebildet ist, andre Schliffe an, welche näher nasalwärts liegen, als der in Fig. 5 abgebildete, so bleiben die Verhältnisse zunächst fast unverändert die gleichen. Dann aber treten Veränderungen des Bildes auf. Die mediane Fissur dringt nicht tief ein, sondern weicht nahe der Oberfläche, von kompakter Rinde beiderseits bekleidet, nach der rechten und linken Seite auseinander, um nach mehr oder weniger bedeutendem Verlauf blind zu endigen.

Ein interessantes Bild dieser Art stellt die Fig. 6 vor Augen. Es stammt vom letzten, der Sutura nasofrontalis ganz benachbarten Querschliff durch die Regio supranasalis der Fig. 4.

Man erhält bei der Betrachtung dieses Bildes den Eindruck, als gehöre die in Fig. 5 sichtbare Fissur noch der primären Stirnnaht an, und erst in Fig. 6 offenbare sich die sekundäre Fissur. Denn die in der Mitte der Figur sichtbare, von außen eindringende Spalte bleibt sehr oberflächlich. Nach kurzem Verlaufe weicht sie in zwei quere Arme auseinander, die von Compacta umgeben, erst nach ansehnlichem Verlauf endigen. Hier erhält man also eine schöne Bestätigung der Lehre von SCHWALBE: Zwei knöcherne Lippen dringen von der lateralen Gegend nach der Mediane vor und bringen durch ihre gegenseitige Annäherung eine neue Fissur zustande, eben die sekundäre.

Hinter dieser sonderbaren Stelle eines Cavum subcorticale dehnt sich ein mächtiges Lager von Spongiosa aus, ohne sichere Nahtspur. Zwar mündet ein von hinten her andringender, winklig gebogener Gang in der Mediangegend des Cavum subcorticale aus; aber er fehlt an andern Schliffen und ist es zweifelhaft, ob er als Rest der primären Stirnnaht oder als ein diploischer Kanal betrachtet werden muß. Hinter der Spongiosa folgt die ansehnliche innere Compacta, auch sie ohne Spur einer ehemaligen Naht, der primären Stirnnaht. Die mediane Rinne der inneren Compacta ist nichts andres, als der Beginn des Foramen coecum (*c*), das der Naht entspricht.

3. Die geschlossene primäre Stirnnaht.

Das gleiche kindliche Stirnbein, welches sich durch den Besitz einer schönen, sekundären, medianen Stirnnaht auszeichnet, läßt

Digitized by Google

keinerlei Rest einer primären Stirnnaht in der ganzen oberen Ausdehnung des Knochens mehr erkennen, weder an der äußeren noch an der inneren Oberfläche. Aber muß man nicht daran denken, daß im Innern eine der früheren Naht entsprechende mediane Leiste von kompakter Substanz enthalten sein könne, welche von der stattgehabten Synostosierung der beiden Hälften des Stirnbeins dauernd Kunde gibt? Die aneinanderstoßenden Knochenränder der beiden Hälften des Stirnbeins sind vor der Verschmelzung der Hälften zu einem einheitlichen Knochen in ganzer Dicke von kompakter Substanz begrenzt. Wenn sie aneinanderstoßen, liegen zunächst zwei kompakte Streifen median nebeneinander. Verschmelzen sie, so ist eine einzige mediane Platte von Compacta als Ergebnis anzunehmen. Das Bild der in Fig. 5 die mediane Spalte umgebenden Compactablätter weist unmittelbar auf die der Verschmelzung vorhergehende Sachlage hin; welche Verhältnisse aber sind nach der stattgehabten Synostose zu erwarten?

Niemand hat je am erwachsenen Stirnbein, nach geschehenem Nahtverschluß, nachdem an der äußeren und inneren Oberfläche die Naht verschwunden war, eine median gestellte, die Spongiosa durchschneidende Platte von kompakter Substanz wahrgenommen. Ist sie nicht gesucht worden und in Wirklichkeit vorhanden? Oder schwinden nach der Nahtverschmelzung die tieferen Teile der kompakten Substanz der Nahtränder so völlig, daß sie keine Spur hinterlassen? Ist es so, dann müssen bedeutende Resorptionsvorgänge innerhalb der Mediane des jugendlichen Stirnbeins stattfinden. Osteoklasten in Fülle müssen zu gewisser Zeit hier aufzufinden sein, um ihre Aufgabe zu erfüllen. Wann ist diese Zeit?

Wir wollen uns zuerst um die Zeit erkundigen, da die beiden jungen Stirnbeinhälften miteinander sich knöchern verbinden.

Aus einem von SCHWALBE gegebenen Verzeichnis von 94 kindlichen Schädeln der Straßburger anatomischen Sammlung läßt sich folgendes entnehmen:

Bis zum 9. Monat nach der Geburt sind alle Kinderschädel Stirnnahtschädel; von diesem Zeitpunkt an treten die Stirnnahtschädel in der Liste zerstreut auf. Bei sieben Kindern vom 10. Monat nach der Geburt bis zum 12. Monat ist keine Stirnnaht vorhanden. Unter zehn Kindern von 12 bis zu 18 Monaten besitzen vier die Stirnnaht. Von 16 Kindern von 18 bis zu 36 Monaten haben drei eine Stirnnaht. Bei 24 Kindern zwischen dem 3. und 10. Jahr sind nur zwei, die eine Stirnnaht besitzen; bei allen übrigen ist die Stirnnaht obliteriert.

Digitized by Google

Wie lange aber bleiben die Spuren der geschehenen Synostose im Inneren des Stirnbeins erhalten?

Hierüber kann die Tabelle keinen Aufschluß geben; es sind besondere Untersuchungen erforderlich, um diese Frage beantworten zu können.

Was Erwachsene betrifft, so habe ich schon in meinem Lehrbuch der Anatomie (I. Band, S. 373, 6. Aufl., 1902) eine hierauf bezügliche Abbildung gegeben, welche in Fig. 7 hier reproduziert wird. Sie zeigt einen Querschliff durch die Mediangegend des Stirnbeins eines Erwachsenen und läßt mit aller Deutlichkeit erkennen, daß jede Spur der ehemals vorhandenen Sutura frontalis geschwunden ist. In diesem Frontale liegt hiernach jetzt ein durchaus einheitlicher Knochen vor, obwohl er aus zwei symmetrischen Hälften zusammenwuchs. Der ganze Schädel, zu welchem dieses mächtige Stirnbein gehört, zeichnet sich durch große Dicke seiner Deckknochen und durch großes Gewicht aus. Die äußere kompakte Tafel ist, wie Fig. 7 zeigt, verhältnismäßig dünn, um so dicker die Innentafel. Sie bildet geradezu kompakte Wülste um den als tiefe mediane Lücke sichtbaren Sulcus frontalis. Eine sehr ansehnliche Ausdehnung besitzt auch die zwischen beiden kompakten Tafeln sich ausbreitende Diploë. Aber der gesuchte mediane Strang von kompakter Substanz, welcher wie eine Scheidewand die beiden Seitenhälften der Spongiosa trennen würde, fehlt ganz und gar, obwohl er einmal da war, so gering auch die damalige Schicht der Diploë gewesen sein mag. Der kompakte Mittelstreifen, die Compacta suturalis, ist der Resorption verfallen, spongiöse Substanz an ihre Stelle getreten.

An vielen andern, durch die Eröffnung der Schädelhöhle abgetrennten Schädeldächern Erwachsener nach den inneren Spuren der früheren Sutura frontalis suchend, bin ich ihnen jedoch in keinem Falle begegnet, so verschieden auch sonst das Verhältnis der inneren zur äußeren Tafel und zur Diploë war. Hieraus ergibt sich also, daß bei Erwachsenen in allen Fällen, welchen die persistierende Sutura frontalis fehlte, die Spuren der ehemaligen Sutur auch zwischen beiden Tafeln verschwunden sind.

Wie aber liegen die Dinge bei Kindern?

Ich hatte Gelegenheit, vier Frontalia von 5- und 6-jährigen Kindern an Querschliffen zu untersuchen. Neben großen Verschiedenheiten im einzelnen zeigten sie jedoch volle Übereinstimmung hinsichtlich der Spuren der Sutura frontalis.

Das eine dieser Frontalia ist dasselbe, von welchem oben bereits

Digitized by Google

die Rede war bei der Betrachtung der supranasalen Nähte. Einen Querschliff, welcher der Mediangegend dieses Stirnbeins 33 mm oberhalb des Nasion entnommen ist, zeigt Fig. 8. Der Crista frontalis (interna) (*ci*) gegenüber bildet die äußere kompakte Tafel einen sehr flachen, vorwärts leicht konvexen Bogen, eine leise Andeutung einer Crista frontalis externa (*ce*). Äußere und innere Compacta sind gut ausgebildet. Aber selbst im Gebiet der Crista interna ist keine stärkere Ansammlung von kompakter Substanz vorhanden, noch weniger eine mediane kompakte Platte. Denn auch in der Mediangegend liegt zwischen den beiden kompakten Tafeln eine wohlbeschaffene Diploë, die sich in nichts von der nachbarlichen Ausbreitung unterscheidet.

Einen zweiten Fall dieser Art zeigt Fig. 9 vom Stirnbein eines sechsjährigen Kindes. An diesem Stirnbein, welches sich durch eine auffallende Breite der Pars nasalis auszeichnet — die Breite des Septum interorbitale beträgt 27 mm, gegenüber 19 mm am Frontale der Fig. 8, welches eine mediane sekundäre Supranasalnaht besitzt — fehlt jede Spur einer Sutura supranasalis und einer Sutura frontalis im ganzen. Der Querschliff stammt von einer Gegend, welche 31 mm oberhalb des Nasion liegt. Die äußere kompakte Tafel macht einen stärkeren vorwärts konvexen Bogen, als am Stirnbein der vorigen Figur. Die Crista frontalis interna wird durch einen Sulcus frontalis eingeschnitten. Im Grunde dieses Einschnitts liegt aber keine größere Ansammlung von Compacta. Im Gegenteil zeigt gerade die Diploë im medianen Gebiet ihre größte Entfaltung. Ihre Bälkchen und Blätter werden teils von der Kante, teils von der Fläche gesehen. Die beiden Lippen hingegen, welche den Sulcus jederseits begrenzen, sind aus harter Substanz gebildet, welche der inneren Tafel angehört.

Aus allen diesen Beobachtungen erhellt, daß die mediane Platte von kompakter Knochensubstanz, welche zur Zeit der Synostose beider Frontalia vorhanden war, schon im frühen Kindesalter schwindet und der sich stärker entwickelnden Diploë Platz macht.

Den Zeitpunkt genauer festzustellen, an welchem dies geschieht, gelang mir kürzlich an einem besonders günstig liegenden Fall. Der bezügliche, wohlentwickelte Schädel gehört einem zweijährigen Knaben an. An diesem Schädel ist der mittlere Teil der sagittalen Länge der Stirnnaht in einer Ausdehnung von 40 mm bereits geschwunden, während ein nasaler Teil von 20 mm Länge, und ein parietaler Teil von 35 mm Länge, noch erhalten vorliegt.

Digitized by Google

Die Synostose der Stirnnaht findet hiernach, wie auch leicht verständlich ist, nicht gleichzeitig an allen Punkten statt, sondern zuerst im mittleren Teil der Länge; dann schließt sich der parietale und der nasale Teil an, indem die Synostose von der Mitte nach beiden Enden hin vorschreitet; am nasalen Teil mit jenen Eigentümlichkeiten, die nunmehr bekannt geworden sind.

Nun zeigt sich an einem Querschnitt durch die bereits synostosierte Mittelgegend der Stirnnaht, daß selbst hier schon reichlich Diploë zwischen beiden Tafeln sich entwickelt hat und keinerlei mediane Nahtspuren, weder an der Außentafel, noch an der Innentafel, noch an der medianen Diploë mehr vorhanden sind. Die Diploisierung folgt also der Synostosierung der Naht unmittelbar auf dem Fuße. Die inneren und äußeren Reste der Naht sind bereits geschwunden zu einer Zeit, wo die parietalen und nasalen Teile der Naht in beträchtlicher Länge noch offen sind. Die feineren Vorgänge, die hierbei stattfinden, an einem frischen derartigen Material zu verfolgen, würde in mancherlei Hinsicht von Interesse sein.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. Teil der Norma facialis eines männlichen Schädels von mittleren Jahren. *r* mit Tinte gezeichnetes Rechteck, nach welchem eine Knochenplatte aus dem Stirnbein ausgesägt wurde, um sie zur Herstellung von Querschliffen zu benutzen. Das Rechteck zeigt eine deutlich ausgeprägte, von zwei senkrechten Spaltenreihen begrenzte Lamina supranasalis mediana. 3/4 : 1.

Fig. 2. Unterer Querschliff.

Fig. 3. Oberer Querschliff. 4 : 1. *d* rechter Seitenteil, *s* linker Seitenteil, *m* Mittelteil oder Lamina supranasalis mediana.

Fig. 4. Nasenwurzelgegend des Schädels eines fünfjährigen Kindes von vorn. 3 : 1. Man sieht oberhalb des stark gezackten Feldes der Incisura nasalis (*in*, *in*) den unteren, größeren Teil einer Sutura supranasalis mediana secundaria (*s*). Der obere kleinere Teil der Sutur ist teils zur Anfertigung von Schliffen verwendet, teils aufbewahrt worden. *sf* Spina frontalis.

Fig. 5. Querschliff durch die Regio supranasalis des in Fig. 4 abgebildeten Frontale. 3 : 1. Gegend: oberer Rand der Fig. 4. *s* Stelle der Sutura supranasalis mediana. Die Spalte *s* läßt sich, von Compacta umgeben, weit in die Spongiosa hinein verfolgen. *ci* Crista frontalis (interna).

Digitized by Google

Fig. 6. Querschliff des gleichen kindlichen Frontale, welchem Fig. 5 angehört. 3:1. Gegend: unmittelbar oberhalb der Sutura nasofrontalis der Fig. 4. *s* Sutura supranasalis mediana secundaria. Die Sutur durchdringt die äußere Rinde und gelangt darauf in ein Cavum subcorticale von transversaler, richtiger frontaler Stellung und ansehnlicher Ausdehnung. Die hintere Compacta wird von einem winkelig gebogenen Gang durchsetzt, der in der medianen Gegend liegt und eine Strecke weit in die Diploë eindringt. Ob er der Primärnaht angehört oder als diploischer Gang zu betrachten ist, steht dahin. *c* Eingang in das For. coecum.

Fig. 7. Querschliff eines sehr massiven Frontale, aus dem Gebiet des Sulcus frontalis, 7 cm vor dem Bregma. 3/1.

Fig. 8. Querschliff aus der Mediangegend des Frontale eines fünfjährigen Kindes. 4:1. *ce* sehr flache mittlere Erhebung der Außenfläche des Frontale. *ci* Crista frontalis (interna). 33 mm oberhalb des Nasion.

Fig. 9. Querschliff aus der Mediangegend des Frontale eines sechsjährigen Kindes. 4:1. *ce* flach gewölbte mittlere Erhebung der äußeren Tafel; *s* Sulcus frontalis, von zwei kompakten Lippen umfaßt, welche mit dem Sulcus der Crista frontalis (interna) entsprechen. 31 mm oberhalb des Nasion.

Digitized by Google

Der Ursprung des Wirbeltierauges.

Vortrag gehalten auf der zehnten Versammlung der Niederländischen Ärzte und Naturforscher zu Arnheim.

Von

G. Jelgersma,

o. ö. Professor an der Universität Leiden.

Mit Tafel IX.

Die Frage nach dem Ursprunge des Wirbeltierauges ist eine der schwierigsten, welche die vergleichende Anatomie uns stellt. Ehe wir es versuchen, diese Frage durch eine eigne Theorie zu beleuchten, wollen wir eine Übersicht der Schwierigkeiten geben, welche dabei zu überwinden sind. Diese führen uns zugleich zu einer Charakteristik des Wirbeltierauges, insoweit sich dasselbe von andern Sinnesorganen der Vertebraten sowie der Evertebraten unterscheidet. Das Auge der Vertebraten nimmt in vieler Hinsicht eine Sonderstellung ein. Wir werden nur den funktionierenden nervösen Teil, die Retina, betrachten, die Hilfsapparate aber, mit Ausnahme der Linse, außer Betracht lassen.

Bei den niedrigsten Formen der Wirbeltiere, abgesehen von jenen, bei welchen eine erhebliche Degeneration des ganzen Auges eingetreten ist, finden wir das Organ, d. i. die Retina, in seiner ganzen Kompliziertheit vor. Bei den höheren und höchsten Formen ist, was die nervösen Bestandteile anbelangt, nichts hinzugekommen. Die Retina der Cyclostomen und Selachier ist prinzipiell identisch mit jener der Säugetiere und des Menschen und schon in einem vollkommenen Zustand vorhanden.

Bei den Evertebraten und insbesondere bei jenen Tierformen unter ihnen, welche mit dem Wirbeltierstamme in nähere Beziehung gebracht werden, treffen wir so gut wie nichts an, was uns an das

Digitized by Google

Auge der Wirbeltiere erinnert. Eine Ausnahme hiervon soll jedoch weiter unten besprochen werden. Die Sehorgane der Evertebraten sind nach unsern jetzigen Anschauungen von denen der Vertebraten so grundsätzlich verschieden gebaut, daß eine phylogenetische Verwandtschaft zwischen beiden ganz allgemein geleugnet wird. In den letzten Dezennien sind Versuche, das Wirbeltierauge auf einfachere Formen zurückzuführen, meines Wissens nicht mehr gemacht worden[1]. Eine solche Zurückführung wäre aber, dem höchst komplizierten Baue des Wirbeltierauges gemäß, sehr wünschenswert. Man scheint auf die Möglichkeit verzichtet zu haben, das komplizierte Organ auf einfachere Bildungen zurückführen zu können.

Die Entwicklungsgeschichte läßt uns in unsrer Frage im Stiche. Sie führt uns im Gegenteile noch weiter auf Irrwege. Sie lehrt uns, daß das Auge, nicht wie andre Sinnesorgane an jener Stelle entsteht, wo der für das betreffende Organ spezifisch wirkende Reiz, also in unserm Falle das Licht, einwirken kann, sondern daß das Auge sich mitten im Centralnervensystem, also an einer Stelle anlege, wohin das Licht direkt nicht gelangen kann. Die primäre Augenblase bildet sich am vorderen Ende des Centralnervensystems als eine Ausstülpung aus dessen ganzer Wandung. Diese Ausstülpung gelangt erst sekundär an die Außenfläche des Körpers, wo das Licht direkter einwirken kann.

Das Verhalten in der Entwicklung des Auges steht nicht im Einklange mit dem sonst allgemein geltenden biologischen Gesetze, daß ein Sinnesorgan als das Differenzierungsprodukt eines einwirkenden Reizes sich ausbildet. Dieses Gesetz hat seine Geltung auch für jene Endapparate im Innern des Körpers, im Herzen, in den Eingeweiden, Muskeln, in den Gelenken, in gleicher Weise wie für jene an der Außenfläche des Körpers (Ohr, Gesicht, Geschmack usw.).

Bei den niederen Tieren entsteht das Auge, wie jedes andre Sinnesorgan, an der Oberfläche des Körpers, da wo das Licht einwirken kann, als eine Einstülpung des Ectoderms, und das Nervensystem tritt in einer nicht näher bekannten Weise mit dem Sinnesorgane in Kontakt.

Wie kommt es nun, daß das Auge der Wirbeltiere mitten im Centralnervensystem entsteht? Dies ist die erste Frage, welche uns die Entwicklungsgeschichte stellt, statt sie zu lösen.

---

[1] Die Arbeit Boveris wird am Schlusse in einem Zusatze besprochen.

Digitized by Google

Es gibt aber noch andre ungelöste Fragen.

Das Wirbeltierauge ist nur in seiner ersten Anlage eine wenig komplizierte Blase; sie erfährt bald eine Komplikation. Zu gleicher Zeit mit der Bildung der Linse an der äußeren Körperoberfläche durch Verdickung des Ectoderms, stülpt sich die primäre Augenblase ein, und es entsteht eine doppelwandige Blase, der sogenannte Augenbecher. Was ist die Bedeutung dieses Gebildes, welches wiederum unter allen Sinnesorganen der Vertebraten und der Evertebraten nur bei dem Auge der Wirbeltiere sich vorfindet.

Der doppelwandige Augenbecher ist wieder die Ursache von zwei sehr sonderbaren Komplikationen im Baue des Auges, welche ich hier nur kurz berühre, weil sie uns erst, nachdem wir eine Einsicht in die Bedeutung der beiden obengenannten Erscheinungen erhalten haben, verständlich werden kann.

Das innere Blatt des Augenbechers bildet die funktionierenden Nervenendapparate sowie die in der Retina gelegenen Nervenzellen und deren Faserausläufer. Es ist durch die ursprüngliche Ventrikelhöhle vom äußeren Blatte getrennt, welches das Pigmentepithel der Retina bildet. Es erhebt sich die Frage, wie in diesem Falle eine Verbindung zwischen Nervenendapparat und Centralnervensystem zustande komme. Eine solche Verbindung ist für jedes Sinnesorgan eine erste Lebensbedingung. Die verbindenden Nervenfasern sollten durch die Ventrikelhöhle hindurch sich nach dem Centralnervensystem hin begeben, was bekanntermeise nicht der Fall ist.

Der zweite ungewöhnliche Umstand, welchen diese sekundäre Augenblase uns zeigt, betrifft die Richtung der percipierenden Elemente, welche, wie bekannt, vom Lichte abgewendet sind, sich mithin abkehren vom Reize, der die Bedingung ihres Entstehens ist.

Wir dürfen also annehmen, daß die Entwicklungsgeschichte, statt uns die Bedeutung des Sehorgans zu erklären, uns beim Auge neue, bisher unerklärte Komplikationen vorführt, welche ihrerseits eine Erklärung bedürfen.

Es bleibt schließlich noch ein Umstand zu nennen übrig, der uns durch die Untersuchungen in den letzten Dezennien an der erwachsenen Retina bekannt geworden ist. Dies betrifft den histologischen Bau der Retina. Es hat sich nämlich durch die Untersuchungen von CAJAL und andern gezeigt, daß die Retina nicht ein einfaches Sinnesorgan ist, sondern daß sie im striktesten Sinne des Wortes ein ganzes Stück des Centralnervensystems darstellt, wo alle Elemente des Nervensystems, Ganglienzellen, Nervenfasern, End-

Digitized by Google

verzweigungen in gleicher Weise sich vorfinden. Vergleichen wir in aller Kürze den Bau der Retina mit dem eines andern Sinnesorgans, so erhalten wir folgende Resultate. Die Stäbchen und Zapfen entsprechen dem Neuroepithel. Die bipolaren Ganglienzellen CAJALS, welche peripher mit dem Fuße des Epithels sich in Verbindung setzen und an ihren centralen Enden mit den Ausbreitungen der Retinaganglienzellen einen Kontakt haben, sind für die andern Sinnesorgane vergleichbar mit den Spinalganglienzellen, welche einerseits durch das ganze periphere Nervensystem mit den Neuroepithelzellen in Verbindung treten oder Endnetze bilden, und anderseits durch ihren centralwärts gerichteten Ausläufer mit den Ganglienzellen des Rückenmarks oder durch die Hinterstränge des Rückenmarks mit den Ganglienzellen der Nuclei graciles und cuneati des verlängerten Markes sich verbinden. Weiterhin haben wir schließlich in der Retina das Ganglion des N. opticus. Die peripheren Ausläufer dieser Ganglienzellen haben mit den centralen der bipolaren Zellen Kontakt und senden ihren Achsencylinder durch den Opticus nach dem Thalamus oder nach dem Lobus opticus hin. Diese Ganglienzellen wären also den Ganglien im Rückenmark und in den Nuclei graciles und cuneati gleich zu setzen, in denen die Achsencylinder der intervertebralen Ganglien enden und welche ihre centralen Ausläufer in der Schleife nach dem Thalamus oder bei niederen Tieren nach dem Lobus opticus entsenden.

Dieser Vergleich der Retina mit einem Teile des Centralnervensystems hat auch noch nach andrer Richtung hin Geltung, da in der Retina außer den obengenannten Projektionsneuronen auch die dem Centralnervensysteme eigentümlichen Assoziationsneuronen sich befinden, welche die verschiedenen Ganglienzellen der Retina untereinander verbinden. Schließlich findet man in der Retina noch Nervenfasern, welche im Centralorgan entspringen und mit Endverästelungen in der Retina enden. Was also den Bau und die Elemente der Retina anbelangt, so ergibt sich, daß ein Vergleich dieses Organs, nicht mit einem andern Sinnesorgane, sondern mit diesem samt dem peripheren und einem Teile des Centralnervensystems geboten ist.

Rekapitulieren wir die Eigentümlichkeiten, welche die Retina der Wirbeltiere von allen andern Sinnesorganen unterscheidet, so finden wir:

1) daß die Retina uns phylogenetisch nur in ihrem ausgebildeten Zustand als höchst kompliziertes Organ bekannt ist;

Digitized by Google

2) daß sie nicht an der Peripherie sondern im Inneren des Centralnervensystems entsteht;

3) daß sich ein doppelter Augenbecher ausbildet;

4) daß dadurch eine ganz eigentümliche Verbindung mit dem Centralorgan sich ausbilden muß;

5) daß die Richtung der percipierenden Elemente vom Reiz abgewendet ist;

6) daß die Retina die Elemente des ganzen peripheren und centralen Nervensystems in sich einschließt.

Dies sind die sechs Hauptpunkte, welche das Auge der Wirbeltiere charakterisieren, und wodurch es von allen andern Sinnesorganen der Vertebraten und Evertebraten unterschieden ist. Jede Theorie, welche das Wirbeltierauge in seinem Entstehen zu erklären sucht, muß all diese fraglichen Punkte zu gleicher Zeit lösen, indem sie auf bekannte Verhältnisse zurückgeführt werden.

Wir wollen diesen Versuch im folgenden unternehmen.

Die Funktion des Auges ist, wie die eines jeden andern Sinnesorgans, aufs innigste mit der des Nervensystems verknüpft. Nihil est in intellectu, quod non prius fuit in sensibus. Jedes Sinnesorganelement setzt ein Nervenelement voraus, falls beide nicht zugleich in einer Zelle vereinigt sind. Sinnesorgane und Nervensystem treten nicht in sekundärer Weise zusammen, da sie immer zusammengehört haben. Daß wir diesen Zustand auf mikroskopischem Wege nicht immer nachweisen können, besagt nicht viel, da es noch viele andre Dinge gibt, die mittels des Mikroskops nicht nachweisbar sind. Das Nervensystem reduziert sich in unserm Falle auf das Rückenmark, denn die niedersten Vertebraten besitzen schon eine voll ausgebildete Retina, und das Großhirn, mit allem was damit zusammenhängt, reduziert sich immer weiter. Dem *Amphioxus*, der ohne Zweifel eine sehr nahe Verwandtschaft mit den Wirbeltieren zeigt, fehlen die Großhirnteile des Centralnervensystems ganz.

Über den ersten Ursprung des Rückenmarks sind nur sehr lückenhafte Daten bekannt; es ist aber wichtig, dieselben hier hervorzuheben. Die wahrscheinlichste Annahme geht wohl dahin, daß das Nervensystem in Form von zarten Netzen sich im Ectoderm zu bilden anfängt und daß bei höherer Organisation eine Art Verdichtung und Verlagerung des Nervennetzes nach der Tiefe hin stattfindet. Auf diese Weise bilden sich im Mesoderm zwei Nervenseitenstränge, welche durch Verlagerung nach der Rückenseite hin zu Formen sich gestalten, welche dem Wirbeltierstamme zukommen und welche durch

Digitized by Google

Verlagerung nach der Bauchseite hin zu den Organisationseinrichtungen der Evertebraten hinleiten. Tierformen, welche diese Nervenseitenstränge noch bewahrt haben, sind uns bei *Balanoglossus* und bei den Nemertinen jetzt noch erhalten. Von den Tieren, bei welchen diese Zusammenziehung nach der Rückenseite schon vollkommen stattgefunden hat, ist die Ascidienlarve für uns die wichtigste.

Embryologisch finden wir diese Verlagerung des Nervensystems nach der Rückenseite des Tieres andeutungsweise wieder, bei der Bildung des Rückenmarks aus den beiden seitlichen Erhebungen. Etwas Ähnliches, so dürfen wir annehmen, wird auch phylogenetisch bei der Entwicklung des Wirbeltierstammes stattgefunden haben.

Das einfachste nach der Rückenseite verlegte Nervensystem zeigt uns die Ascidienlarve. Dieses Nervensystem umschließt zu gleicher Zeit eine Art Auge.

Das Nervensystem ist hier ein einfaches Rohr, das an seinem vorderen Ende zu einer Blase erweitert ist, die durch eine Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert. Die Beziehung dieser Ascidienlarvenorganisation zu der des Wirbeltierstammes ist augenfällig und allgemein acceptiert. Das Auge dieser Larve in der vorderen blasenartigen Erweiterung des Nervensystems wird durch eine Ausbuchtung der Wand des Bläschens gebildet. Zu gleicher Zeit entwickelt sich aus den gleichen Elementen der Wand eine Linse. Das Auge ist also gegen das Innere des Nervenbläschens gerichtet; es ist ebenso wie das Wirbeltierauge in seiner ersten Entstehung ein endoneurales Auge.

Die Fig. 1 stellt einen Medianschnitt durch den Vorderteil einer Ascidienlarve dar.

Ein andres Sinnesorgan, innerhalb der Nervenblase ist wahrscheinlich ein Gleichgewichtsorgan und hat für unsre Zwecke keine weitere Bedeutung.

Das Auge der Ascidienlarve ist ein sehr einfaches Gebilde; es ist aber unzweifelbar ein Auge. Untersuchungen über diesen Gegenstand haben mit Sicherheit nachgewiesen, daß die Linse nicht aus Ectodermzellen, sondern aus Zellen der Wand des Centralnervensystems sich entwickelt.

Die Funktion des betreffenden Auges kann nur auf einer niedrigen Stufe stehen, denn abgesehen davon, daß es höchst einfach gebaut ist, ist es nach dem Innern der Höhle des Centralnervensystems gerichtet, so daß auf dasselbe nur Licht einwirken kann, welches die Körperwand passiert hat. Hierbei muß man in Betracht

Digitized by Google

ziehen, daß die Larve sehr klein, und daß sie, wie viele andre Meerestiere, diaphan ist. Eine Funktion ist also ohne Zweifel möglich, aber das Auge ist in diesem Falle mehr ein einfaches Licht- als ein Bildorgan.

Dieses endoneurale Auge der Ascidienlarve läßt sich ohne Mühe auf irgend ein Evertebratenauge zurückführen. Wie wir oben bemerkt haben, hat die röhrenförmige Anordnung des Centralnervensystems sich aus einer ursprünglichen flachen Anlage entwickelt. Es haben also in früherer Zeit Tierformen bestanden, bei denen die Neuralhöhle offen war und in diesem Falle war also das Auge nach außen gerichtet. In diesem Zustande war das Ascidienlarvenauge einem Evertebratenauge vollkommen gleichzustellen.

Ursprünglich muß das Auge, wie alle andern Sinnesorgane, an der äußeren Körperoberfläche gelegen haben. Es ist aber von hier aus in die Höhle des Centralnervensystems hineingeraten, zur Zeit, da die beiden seitlichen Nervenstränge sich nach der Rückenseite hin verlegten. Auf diese Weise kann das Ascidienlarvenauge von irgend einem Evertebratenauge abgeleitet werden.

Vom Ascidienauge läßt sich nun aber tatsächlich das Auge der Vertebraten ableiten, wie aus folgendem Gedankengang hervorgeht.

Es leuchtet ein, daß die Ontogenie des Vertebratenauges ein Stadium durchläuft, das mit dem Auge der Ascidienlarve gleich gestellt werden kann. Wenn die Nervenröhre am vorderen Ende noch nicht geschlossen ist, entwickeln sich die beiden primären Augenblasen als Ausstülpungen der Wand der Neuralröhre. Diese beiden Stadien sind einander gleich zu stellen, denn Ascidienlarvenauge und primäre Augenblase der Vertebraten sind beide Ausbuchtungen der ganzen Wand der Neuralröhre an ihrem vorderen Ende bei nicht ganz geschlossenem Nervensystem.

Die Fig. 2 stellt das betreffende Stadium der Anlage des Centralnervensystems der Vertebraten dar, das mit der Ascidienlarve vergleichbar ist.

Wir müssen hier zwei Unterschiede zwischen beiden Formen hervorheben.

Das Auge der Ascidienlarve besitzt eine Linse, die sich aus dem Gewebe der Neuralwand entwickelt. Das Wirbeltierauge zeigt in seiner Entwicklung keine solche Linse. Durch die Güte des Herrn Prof. Vosmaer war ich in die Lage versetzt, das Material von Selachierembryonen des Leidener zootomischen Museums, das eine komplette Serie von allen jungen Stadien enthält, zu durchforschen.

Digitized by Google

Ich habe keine Andeutung davon wahrnehmen können, daß embryologisch irgend ein Prozeß bei den Selachiern sich abspielt, welcher auf die Bildung einer endoneuralen Augenlinse aus der Wand des Centralnervensystems bezogen werden könnte.

Ein zweiter Unterschied ist der, daß das Ascidienauge nur in der Einzahl vorkommt, während immer zwei Wirbeltieraugen vorhanden sind. Wenn man aber in Betracht zieht, daß die Zahl dieser einfachen Augen bei den niederen Tieren bei sehr nah verwandten Tierarten außerordentlich wechselt, so kann man diesem Umstande nur wenig Wichtigkeit beimessen. Es ist sehr gut denkbar, daß die der Ascidienlarve sehr nahe verwandten Arten zwei oder sogar mehrere Augen gehabt haben. Die hoch organisierten Wirbeltieraugen kommen konstant in der Zweizahl vor.

Meiner Meinung nach haben die genannten Unterschiede zwischen dem Auge der Ascidienlarve und der primären Augenblase des Wirbeltierembryos keine derartige Bedeutung, da sie einer etwaigen Homologie beider im Wege stehen.

Wie kann sich aber das Wirbeltierauge aus einem Ascidienlarvenauge entwickelt haben? Da Zwischenstufen bei entwickelten Formen unbekannt sind, haben meine weiteren Ausführungen nur den bedingten Wert einer durch die direkte Beobachtung unkontrollierbaren Deduktion. Sie werden aber in höherem Grade an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es möglich ist, durch sie alle die Eigentümlichkeiten zu beleuchten und zu erklären, welche das Wirbeltierauge charakterisieren.

Bei der kleinen und diaphanen Ascidienlarve kann man sich eine elementare Funktion des einfach gebauten Auges gut denken. Das Licht durchdringt die Körperwand. Wenn im Laufe der Stammesentwicklung sich allmählich Tierformen herausgebildet haben, die größer und weniger diaphan sind, so wird sich die Funktion des endoneuralen Auges immer schwieriger gestalten, bis sie zuletzt unmöglich wird. Wenn sich nebenher keine ganz neuen Augen ausbilden, so werden die Tiere blind. Um dies zu verhüten, scheint mir aber noch ein andrer Ausgang möglich. Die Augenblase der Larve befindet sich mit ihrer Konvexität in nächster Nähe vom Ectoderm und ohne Zweifel wird das Licht bei größeren und weniger diaphanen Formen auch in jenem Falle das Auge noch erreichen können, wenn das Ectoderm an der Konvexität der Augenblase durchsichtig bleibt. In noch höherem Grade würde dies der Fall sein, wenn an der Stelle dieses durchsichtigen Ectoderms an der

Digitized by Google

Konvexität der Augenblase sich später eine Linse herausbildet. Auf diese Weise gelangt man zu einem Entwicklungsstadium, in welchem das Auge zwei Linsen hat. Die alte befindet sich innerhalb der Neuralhöhle, und eine neue hat sich im Ectoderm gebildet gerade an der Konvexität der Augenblase. Die alte Linse wird im Laufe der Zeit atrophisch, da sie zum Funktionieren untauglich wird, und sie verschwindet; die neue bleibt erhalten.

Die Fig. 3 und 4 geben diesen Vorgang schematisch wieder.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die Bedingungen für die Funktion des neuen Auges nicht gerade günstige sind. Es stellt nur unter der Bedingung einen Fortschritt dar, wenn man annimmt, daß ein sonst zugrunde gehendes Auge auf diese Weise funktionsfähig bleiben kann. Ein Auge, an dessen Konvexität sich eine Linse befindet, ist für das Entstehen eines optischen Bildes ungünstig konstruiert. Soll das Auge als Bildorgan funktionieren, so muß es einer Camera lucida gleichen, in welcher das Bild nicht auf einer konvexen, sondern auf einer konkaven Fläche von der Linse projiziert wird. Dieser Umstand hat zur Folge gehabt, daß die nach außen konvexe Fläche der primären Augenblase bei den Nachkommen von ascidienlarvenähnlichen Tieren sich aufs neue eingestülpt hat. Auf diese Weise ist eine doppelwandige Augenblase entstanden. Diese ist aber der doppelte Augenbecher der Vertebraten.

Ein Blick auf die Schemata Fig. 4 und 5 macht diesen sekundären Einstülpungsprozeß ohne weiteres deutlich. In Fig. 4 hat die sekundäre Linsenbildung angefangen, in Fig. 5 ist sie vollendet.

Diese zweite Einstülpung des Wirbeltierauges hat also die hohe Bedeutung, daß das ursprüngliche Auge einer ascidienlarvenartigen Form, welches durch die Zunahme des Tieres an Größe, und vielleicht auch durch ein weniger Diaphanwerden der Körperwand, von seiner früheren Lichtquelle beraubt worden war, und sich durch die Bildung einer durchscheinenden Stelle im Ectoderm anfangs geholfen hatte, wieder die Möglichkeit einer Bildformung erhielt und dadurch für eine weitere Entwicklung sich befähigte. Die zweite Einstülpung macht das Auge wieder zu einer Camera lucida, welche es auch bei der Ascidienlarve war.

Verständlich gemacht sind jetzt also: 1) die endoneurale Entstehung des Auges und 2) die Bildung des sekundären Augenbechers.

Die endoneurale Entstehung beruht auf einer Einschließung durch das an der Rückenseite des Körpers zusammengedrängte Centralnervensystem. Der sekundäre Augenbecher ist der Ausdruck der

Digitized by Google

Befreiung des Auges nach außen, nachdem an der Außenseite eine neue Linse sich gebildet hatte.

Wir können nunmehr zur detaillierten Darstellung der Theorie übergehen.

Wenn das Wirbeltierauge in der genannten Weise gebildet ist, so geht daraus hervor, daß die percipierenden Elemente nach hinten gerichtet sein müssen. Im Auge der Ascidienlarve, so dürfen wir annehmen, waren die Verhältnisse gerade wie bei allen andern Augen: die percipierenden Elemente waren nach der Linse hin gerichtet. In den Schemata Fig. 3 und 4 habe ich dies angedeutet, indem die percipierende Fläche der Elemente durch eine Reihe von Punkten angedeutet ist. Wenn nun die Richtung des einfallenden Lichtes im Laufe der Stammesentwicklung sich ändert und von der entgegengesetzten Seite einfällt, so wird das Licht die hintere Seite der percipierenden Elemente treffen. Dies wird so bleiben müssen, nachdem der sekundäre doppelwandige Augenbecher sich ausgebildet hat. Sollte es anders werden, so müßte eine Umkehrung der Elemente innerhalb der Augenblase selbst stattgefunden haben. Es ist aber nicht einzusehen, wie dies möglich gewesen wäre. Die inverse Lage der Sehelemente ist als eine direkte Folge der veränderten Einfallsrichtung des Lichtes zu betrachten.

Aus den Schemata (Fig. 3 und 4) geht weiter hervor, daß die Stelle im Auge der Ascidienlarve, wo ursprünglich das Bild aufgenommen wurde, bei der Umbildung zum Wirbeltierauge die nämliche geblieben ist.

Die Eigentümlichkeit des Wirbeltierauges, daß es nicht, wie alle andern Sinnesorgane von einer einfachen Lage von Neuroepithelzellen gebildet wird, sondern daß die Retina zahlreiche Elemente des Centralnervensystems einschließt, läßt sich durch folgende Überlegung verständlich machen.

An der Bildung des Auges der Ascidienlarve beteiligt sich die ganze Wand des Centralnervensystems; die Retina ist eine einfache Ausbuchtung davon. In dem primitiven Stadium, welches die Organisation der Larve darstellt, wird die Wand von einer einzelnen Zellenlage gebildet. Wird das Tier größer und erreicht es eine höhere Organisation, so wird die Wand dicker werden und mehrere Zellenlagen umfassen.

Der Teil der Wand des Centralnervensystems, welcher die Retina bildet, macht bei seinen verschiedenen Umbildungen einfach die Entwicklung des Nervensystems mit und umfaßt demnach die nämlichen

Digitized by Google

Elemente des ganzen Nervensystems; es ist und bleibt im striktesten Sinne des Wortes ein nach außen gewachsener Teil des Centralnervensystems, und wie schon oben bemerkt worden ist, läßt sich dieser Vergleich der Retina mit dem Centralnervensystem bis ins Detail durchführen. Das Ependym, das heißt die Epithellage, welche die Höhle des Centralnervensystems begrenzt, wird zum Neuroepithel und der Rest der Retina zum eigentlichen nervösen Gewebe. Bei keinem einzigen Sinnesorgan der Vertebraten oder Evertebraten ist dies der Fall. Man findet immer ein Sinnesepithel, das mit den Nervenfasern in Kontakt steht, und diese Nervenfasern enden in einem Ganglion außerhalb des Sinnesorgans. Dieser eigenartige Bau des Wirbeltierauges ist also wiederum eine Folge 1) der endoneuralen Entstehung des Auges und 2) der Bildung des sekundären Augenbechers.

Der letzte Punkt in der Anatomie des Wirbeltierauges, in welchem dasselbe eine eigentümliche Stellung einnimmt, ist die Bildung der Chorioidealspalte.

Die gewöhnliche Auffassung der Bedeutung dieser Spalte geht dahin, daß sie den Zweck hat, das Mesoderm in das Auge hineinwachsen zu lassen. Durch die Spalte treten die Arterie und die Vene hinein und das Corpus vitreum wird von ihr aus gebildet. Diese Auffassung hat gewiß seine Richtigkeit; es scheint mir aber, daß Hertwig mit Recht noch eine andre Funktion hervorgehoben hat, wonach »die Entwicklung einer unteren Augenspalte die Bedeutung hat, Retina und Sehnerv in direkter Verbindung zu erhalten«. Diese Bedeutung wird durch folgende Überlegung klar.

Infolge des ganz eigentümlichen Entwicklungsganges, den das Wirbeltierauge durchgemacht hat (Bildung einer neuen ectodermalen Linse, Entstehung der sekundären Augenblase und Ausbildung der ursprünglichen Ventrikelhöhle zwischen den beiden Blättern der Retina), ferner dadurch, daß das innere Blatt des doppelten Augenbechers sich zur Retina ausbildet, entsteht eine neue Komplikation, welche für die Organisation des Wirbeltierauges von durchschlaggebender Bedeutung ist. Es entsteht die Frage, wie dabei die Verbindung der Retina durch Nervenfasern mit dem Centralnervensystem zustande komme? Diese Verbindung hat aber als absolute Bedingung für das weitere Bestehen des Sinnesorgans zu gelten.

Ein direktes Hindurchwachsen der Nervenfasern durch die Höhle zwischen den beiden Retinablättern, durch die ursprüngliche Ven-

Digitized by Google

trikelhöhle, ist kaum denkbar. So etwas kommt im Centralnervensystem nicht vor. Man könnte als Beispiel für einen solchen Vorgang vielleicht das Reissnersche Faserbündel anführen, welches innerhalb des Centralkanals als opto-motorischer Reflexapparat gelegen ist.

Eine zweite Art der Herstellung einer Verbindung wäre möglich, indem die Nervenfasern um jene Teile, welche sich später als Iris weiter entwickeln, sich zum hinteren Blatt herumschlügen und in diesem weiter nach dem Centralnervensystem hin sich begäben. Beide Arten von Verbindung, wie wohl denkbar, sind an sich unwahrscheinlich. Das Wirbeltierauge hat bei der Herstellung dieser Verbindung einen andern Weg eingeschlagen. Dies geschieht durch die Bildung der Chorioidealspalte.

Zur Verdeutlichung dieser Bildung habe ich eine Kopie von der Zeichnung einer plastischen Reproduktion des Augenbechers aus der Entwicklungsgeschichte von Hertwig hergestellt (Fig. 6), in welcher die Chorioidealspalte durch AB abgegrenzt ist. Weiterhin sind drei Schnitte parallel der Fläche der Augenlinse schematisch abgebildet. In Fig. 7 geht der Schnitt durch den Augenbecher selbst; Fig. 8 und 9 veranschaulichen Querschnitte durch den N. opticus. Man sieht wie die Höhle des sekundären Augenbechers auf den spätern N. opticus übergeht und nachher verschwindet (Fig. 9). Überall stellt AB den Rand der Chorioidealspalte dar. Es ist ohne weiteres deutlich, daß die Nervenfasern, welche im inneren Blatte aus den Ganglienzellen der Retina entspringen, falls sie nach der Chorioidealspalte konvergieren, alle die Region des Nervus opticus im Bereiche der Zone AB erreichen müssen. Es bleibt nur noch die Frage zu lösen übrig, wie die Nervenfasern weiter im Nervus opticus sich verhalten. Obliteriert der Nervus opticus dorsal von AB, oder entwickeln sich die Fasern nach und nach dorsalwärts? Diese Frage läßt sich bis jetzt nicht beantworten. Nachdem die Verbindung mit dem Centralnervensystem hergestellt ist, verwachsen die Ränder der Chorioidealspalte, wodurch ein definitiver Augenbecher hergestellt wird.

Es sei mir gestattet, in einer Übersicht die Vorteile und Nachteile der vorgeführten Theorie über die Phylogenese des Wirbeltierauges kritisch zu beleuchten.

Es ist von vornherein zuzugeben, daß sie eine reine Deduktion ist, die durch weitere Beobachtung deshalb nicht kontrollierbar ist, weil uns die Zwischenformen zwischen dem einfachen Ascidien-

Digitized by Google

larvenauge und dem Wirbeltierauge fehlen. Und doch will es mir scheinen, daß gerade in diesem Fehlen von Zwischenformen ein Umstand gelegen ist, welcher zur weiteren Erhärtung meiner Theorie erheblich beitragen kann.

Nachdem das endoneurale Auge der Ascidienlarve durch Zunahme der Körpergröße in ungünstige Umstände gekommen war, wurde ein Ausweg gesucht und teilweise durch die Bildung einer äußeren Linse gefunden. Es entstand auf diese Weise ein Auge mit zwei Linsen, das wohl nur mangelhaft funktionieren konnte und in nur ungenügender Weise den Träger für den Kampf ums Dasein mit andern besser sehenden Tierarten fähig machte. Deshalb sind vielleicht viele Arten in diesem Stadium des Protochordatenstammes ausgestorben, wodurch sich hier eine große Lücke eingestellt hat.

Das Stadium der Umbildung einer einfachen centralen Augenblase zu einem definitiven Wirbeltierauge möchte ich das kritische Stadium des Wirbeltierauges nennen. Es umschließt die Zeit des Durchbruchs des funktionsunfähig gewordenen inneren Auges zum definitiven äußeren Organe. Dem ganzen Wirbeltierstamme drohte während dieser Zeitepoche das Schicksal des definitiven Blindwerdens und damit das Los der endgültigen Vernichtung. Dieses Los ist einem sehr großen Teile der Arten in der betreffenden Epoche zuteil geworden.

Wir sehen weiterhin, daß die Beziehung des Wirbeltierauges zum Centralnervensystem eine besonders innige ist. Einerseits besteht jene Beziehung zum Nervensystem, welche allen Sinnesorganen eigentümlich ist, insoweit als ein Nervensystem eine Conditio sine qua non für jedes Sinnesorgan ist. Anderseits besteht für das Auge noch ein besonderes Verhältnis darin, daß es ursprünglich mitten im Centralnervensystem gelegen ist und dieses zwingt, all seine Umbildungen mitzumachen. Da das Sinnesorgan an die Peripherie gehört und sich sekundär dahin verschiebt, so wird ein Teil des Centralnervensystems mit nach der Peripherie übergeführt.

Der Vorzug meiner Theorie besteht darin, daß durch sie für alle sechs Haupteigenschaften, welche wir für das Wirbeltierauge als charakteristisch hingestellt haben, eine Erklärung gefunden wird.

Die bisher isolierte Stellung des Wirbeltierauges in der Stammesgeschichte wird durch meine Annahme aufgehoben. Der Gegensatz zwischen Wirbeltier- und Evertebratenauge, welcher unversöhnlich schien, wird auf seine wirklichen Verhältnisse zurückgeführt. Wir bringen das Wirbeltierauge mit dem Ascidienlarvenauge in Zusammenhang, welches als gewöhnliches Evertebratenauge nur

Digitized by Google

durch die eigentümliche Entwicklung des Nervensystems von diesem umschlossen worden ist. Irgendwo im Protochordatenstamm, vielleicht bei niederen Würmern, treffen Wirbeltier- und Evertebratenauge in eine einzige Form zusammen, und dieses ursprüngliche Auge muß nach dem Typus eines Evertebratenauges gebaut gewesen sein.

Die dem ganzen Stamme mit Vernichtung drohende kritische Periode des Wirbeltierauges bedeutet die Umbildung des endoneuralen Auges zu einem extraneuralen. In dieser Periode vollzog sich die gesamte durchgreifende Umformung. Es entstand in ihr die sekundäre periphere Linse; es wurde der doppelte Augenbecher gebildet; die Lage der percipierenden Elementarteile wurde eine inverse; ein Teil des Centralnervensystems wurde in die Retina aufgenommen. Es entstand schließlich die Chorioidealspalte, um die Verbindung mit dem Centralnervensystem aufrecht zu erhalten. Diese Momente sind die Folgeerscheinungen des einen Umstandes, daß ein intraneurales Auge infolge eintretender Behinderung des Lichtzutrittes zu einem extraneuralen sich hat umbilden müssen.

Die kritische Periode des Wirbeltierauges muß die Zeit der intensivsten Anpassung und Umbildung gewesen sein. Viele Tierformen werden in dieser Zeit untergegangen sein. Vielleicht sind noch andre Wege zur Erhaltung des Vertebratenstammes eingeschlagen worden, auf welchen jedoch mancherlei Versuche gescheitert sind. *Amphioxus* zeigt in seiner Haut eine intensive Lichtreaktion; er besitzt mitten im Rückenmark Elemente, welche an elementare Augen erinnern, und welche von vielen Forschern als solche in der Tat gedeutet werden.

Gegen meine Theorie wird man vielleicht den Einwand erheben, daß nicht das Augenpaar der Wirbeltiere sich vom Ascidienlarvenauge ableiten lassen, sondern daß das Parietalauge mit diesem Beziehungen hat, wie dies z. B. von ARTHUR WILLEY wahrscheinlich zu machen versucht worden ist. Ich möchte dagegen hervorheben, daß das Parietalauge der Wirbeltiere in Bau und morphologischer Bedeutung uns noch ziemlich unbekannt ist.

Überdies bin ich der Meinung, daß das Wirbeltierauge nicht gerade auf das Auge der jetzt lebenden Ascidienlarven, sondern nur auf eine ähnliche Form zurückzuführen sei. Wie schon bemerkt, müssen zwei Augen bei der Ableitung in Betracht kommen, aber die jetzt lebenden Ascidienlarven haben deren nur eines. Die Ausführungen von WILLEY und andern bleiben durch meine Theorie,

Digitized by Google

wie ich glaube, unangetastet und sind nach ihrem Eigenwert zu beurteilen.

Schließlich möchte ich hier einen Umstand nennen, auf welchen Herr Kollege VOSMAER mich aufmerksam gemacht hat. Wie bekannt, zeigen Tritonlarven die auffallende Eigentümlichkeit, daß an Stelle der exstirpierten Linse sich unter gewissen Umständen eine neue Linse von der Retina aus regenerieren kann. Es liegt nahe, daran zu denken, daß in dieser Eigenschaft der Tritonlarve eine von den Voreltern ererbte Fähigkeit sich wieder einstelle, nämlich Linsenelemente aus der Retina zu erzeugen, wie dies bei der Ascidienlarve der Fall gewesen ist.

Die hier vorgetragene Theorie über den Ursprung des Wirbeltierauges habe ich vor etwa sechs Jahren ausgearbeitet. Seitdem habe ich sie von Zeit zu Zeit auf ihre Richtigkeit geprüft, habe aber keine ernsten Einwände gegen dieselbe entdecken können. Ich übergebe sie jetzt der Öffentlichkeit in der Hoffnung, sie möge auch von andrer Seite auf ihre Brauchbarkeit geprüft werden.

Nach Einsendung der vorliegenden Arbeit in diese Zeitschrift hatte Prof. RUGE die Freundlichkeit, mich auf eine im vorigen Jahre erschienene Arbeit von BOVERI[1] aufmerksam zu machen. Obschon in dem Vortrage ein näheres Eingehen auf Literatur und Detail nicht stattgefunden hat, so berührt BOVERIS Arbeit die meinige doch in so vielfacher Weise, daß eine Besprechung der Arbeit gerechtfertigt ist.

BOVERI entwickelt den Gedanken, daß die im Centralnervensystem von *Amphioxus* nachgewiesenen Pigmentzellen, die von verschiedenen Untersuchern als Augen oder besser als Lichtorgane gedeutet worden sind, den Ursprung für das Craniotenauge abgegeben haben. Der Vorgang würde sich folgendermaßen gestalten. Die fast im ganzen Centralnervensystem segmentär angeordneten Doppelzellen (becherförmige Pigmenthülle und centrale Sehzelle) haben sich im Laufe der Phylogenese gegen das Kopfende des Tieres hin angehäuft. Durch irgend welche Ursache haben diese angehäuften Sehelemente sich nach der Körperoberfläche hin wie eine Blase ausgestülpt. Die Haut ist diaphan geworden und hat eine Linse mit Cornea gebildet. Nach der Bildung einer Linse hat sich die Blase eingestülpt, und so ist der sekundäre Augenbecher gebildet.

---

[1] TH. BOVERI, Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zoologische Jahrbücher. Supplementband VII. S. 409.

Digitized by Google

Es dünkt mich, daß meine Theorie der Boverischen gegenüber verschiedene Vorteile besitze. Die meinige scheint mir weniger hypothetisch zu sein; sie schließt sich besser dem bekannten Tatbestande an und erklärt die beobachteten Tatsachen besser.

Wenn man von der Ascidienlarve ausgeht, so findet man die primäre Augenblase als fertiges Gebilde bereits vor, und man hat es mit einer Form zu tun, die embryologisch bei den Wirbeltieren gegeben ist. Dieses Gebilde muß Boveri durch eine hypothetische Konstruktion (Ansammlung der Sehzellen am vorderen Ende der Neuralröhre und Ausstülpung dieses Teiles gegen die äußere Haut hin durch unbekannte Ursachen) erst ableiten. Dadurch werden unbekannte Faktoren eingeführt, die ich umgehen kann.

Meine Theorie findet weiterhin eine Stütze in der embryologischen Entwicklung der Wirbeltiere, welche den ganzen phylogenetischen Entwicklungsprozeß ziemlich genau wiederholt. Boveris Theorie findet indessen in der Entwicklungsgeschichte keine Stützen. Sie führt Voraussetzungen ein, die in der Ontogenie keine nachweisbaren Spuren hinterlassen haben. Die enorm große Lücke zwischen dem Zustande der Ausbildung der Sehzellen des *Amphioxus* und demjenigen der voll ausgebildeten Augen der Cyclostomen bleibt embryologisch und phylogenetisch offen, ohne daß sich eine Ursache angeben läßt, welche diese Lücke begreiflich macht.

Bei meiner Theorie bleibt nur eine kleinere Lücke zu überbrücken. Ich kann dabei auf phylogenetische Momente zurückgreifen, die höchstwahrscheinlich verwirklicht worden sind: auf das Auftreten eines geringeren diaphanen Zustandes der Tiere und auf die Zunahme der Körpergröße. Sind diese Faktoren aber eingetroffen, so läßt sich die phylogenetische Entwicklung unschwer verstehen. Meine Theorie gibt aber auch eine plausible Erklärung auf die Frage, wie eine solche Lücke im Protochordatenstamme hat entstehen können. Sie hat sich eingestellt, weil das Auge während dieser Zeit das kritische Stadium seiner Existenz durchlaufen hat. Dieses kritische Stadium erforderte eine Art Abhilfe des bestehenden Zustandes. Es galt, Vorteile gegenüber den kleineren Tierformen zu erwerben, welche von jenen Organismen überholt wurden, weil sie mit einem mehr kompletten Auge ausgestattet wurden. Auf diese Weise stellte sich aber auch die Lücke in der Tierreihe ein, wie sie aus der Zeit einer drohenden Erblindung für den Wirbeltierstamm sich herleitet.

Die Boverische Theorie geht von einer Augenform aus, die

Digitized by Google

selbst noch der Erklärung bedürftig ist. Die Lichtorgane von *Amphioxus* im Centralnervensystem sind für eine Funktion nicht günstig gelegen. Es erhebt sich die Frage, wie sie in das Innere des Centralnervensystems hineingelangt seien. Wohl ist die Körperwand von *Amphioxus* mehr oder weniger diaphan, aber es wäre, wenn die Organe im Integumente sich vorfänden, die Funktion derselben weit verständlicher. Sind die Lichtorgane von *Amphioxus* vielleicht in der gleichen Weise in das Innere hineingeraten, wie ich es für das Auge der Ascidienlarve wahrscheinlich zu machen gesucht habe? Das wäre ja möglich. Unter allen Umständen bleibt es höchst unwahrscheinlich, daß ein Sinnesorgan an einer Stelle sich anlege und ausbilde, wohin der spezifische Reiz nur ungenügend oder jedenfalls nicht in einfacher Weise gelangen kann. Demgemäß halte ich es auch für wahrscheinlich, daß die Lichtorgane des *Amphioxus* ursprünglich nicht im Centralnervensystem, sondern in der Haut gelegen haben.

Die Anschauungen Boveris und von mir bleiben hypothetische Konstruktionen, welche durch direkte Beobachtung bisher keine Stütze erhalten haben und nicht erhalten können. Es scheint mir aber, daß die von mir vorgetragene Ansicht den bekannten Tatsachen am meisten Rechnung trage.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Fig. 1. Medianschnitt durch eine Ascidienlarve. Im Inneren des Neuralbläschens (*n*) befindet sich als Ausstülpung der Wand desselben die Retina (*r*). Aus der Wand der Höhle hat sich die Linse (*l*) gebildet. Das Auge sieht gegen das Lumen der Höhle. Ein statisches Organ (*s*) ist in der Nähe des Auges gelegen. Die Neuralhöhle kommuniziert durch den Neuroporus (*neu*) mit der Außenwelt.

Fig. 2. Entwicklungsstadium des Wirbeltierauges, das mit dem beschriebenen der Ascidienlarve übereinstimmt. Die Gehirnhöhle ist noch nicht geschlossen (*neu*), die primären Augenblasen sind ausgestülpt. Eine Linse fehlt, die Anlage der äußeren Linse ist noch nicht erkennbar.

Fig. 3. Schema des Ascidienauges. *l* entodermale Linse; *h* Neuralhöhle; *r* Retina; *n* Wand der Neuralhöhle; *e* Ectoderm.

Fig. 4. Schema der beginnenden Umformung des endoneuralen zu einem extraneuralen Auge. Die endoneurale Linse (*l*) wird atrophisch. Es bildet

Digitized by Google

sich eine diaphane Stelle und später eine extraneurale Linse (*l'*) im Ectoderm (*e*). Zur besseren Bildformung stülpt die Wand der Retina (primären Augenblase) sich ein. Die Richtung der percipierenden Elemente in der Retina ist angedeutet durch Striche mit Punkten an der percipierenden Fläche.

Fig. 5. Schema der vollendeten Umbildung des Ascidienlarvenauges zu einem Vertebratenauge.

Fig. 6. Kopie einer Zeichnung einer plastischen Rekonstruktion der Augenanlage nach O. HERTWIG. Zwischen *A* und *B* Chorioidealspalte, die sich auf den späteren N. opticus fortsetzt.

Fig. 7 und 8. Schnitte durch den doppelten Augenbecher in der Richtung der Linien *b* und *c* (Fig. 6).

Fig. 9. Schnitt durch den Augenbecherstiel, den späteren N. opticus. *A* und *B* geben immer die Ränder der Chorioidealspalte an.

Digitized by Google

Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch.

Von

Dr. O. Bender,

Assistent am anatomischen Institut in Heidelberg.

Mit Tafel X.

Im Laufe dieses Sommers erhielt ich die Möglichkeit, einen Frosch (*Rana fusca*) mit einer überzähligen hinteren Extremität untersuchen zu können. Das bereits mehrere Jahrzehnte alte Alkoholpräparat gehört dem pathologischen Institut zu Straßburg (Epipygus. Systemat. Katalog. A. IV. 52), und bin ich den Herren Geheimrat v. RECKLINGHAUSEN, Proff. BRAUS und E. SCHWALBE für die freundliche Überlassung des Materials sehr zu Dank verpflichtet. Eine ganz kurze Notiz über den äußeren Habitus des Tieres von PAULICKI findet sich in der Deutschen Zeitschrift für Tiermedizin[1], auch in dem soeben erschienenen Lehrbuch von E. SCHWALBE[2] ist darauf verwiesen und eine Röntgenaufnahme[3] des Frosches abgebildet.

Die Seltenheit des Materials, die wenig genauen anatomischen Untersuchungen ähnlicher Mißbildungen, welche bis jetzt vorliegen, der Wunsch über die Ätiologie Aufschluß zu erhalten, waren Gründe für eine eingehendere Präparation. Das Hauptinteresse aber bot die enge Beziehung dieser Extremitätenmißbildung, die also gleichsam einem Naturexperiment ihre Entstehung verdankt, zu den experimentellen

[1] PAULICKI, Ein fünfbeiniger Frosch. Deutsche Zeitschr. für Tiermedizin. Bd. XII.

[2] SCHWALBE, E., Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. I. Teil. Allgemeine Mißbildungslehre. Jena 1906.

[3] Die von mir angefertigte Röntgenphotographie wurde durch einen Irrtum bereits in obigem Lehrbuch reproduziert. Herrn Prof. E. SCHWALBE verdanke ich mehrere Literaturangaben.

Digitized by Google

Ergebnissen von Braus[1], durch welche bei *Bombinator*-Larven überzählige Gliedmaßen aus in frühesten Stadien transplantierten Extremitäten künstlich erzielt wurden. Letztere blieben bekanntlich stets nervenlos und diese aneurogenen accessorischen Extremitäten, wie sie Braus im Gegensatz zur euneurogenen transplantierten nennt, entwickelten sich trotzdem anfänglich weiter, erst später trat Reduktion und Verschmächtigung ein. Wie gleich vorausgeschickt sei, erhielt die vorliegende Hypermelie ein ausgedehntes peripheres Nervensystem, ein Unterschiod zwischen Natur- und Kunstexperiment, der die von Braus gegebene Erklärung für die Aneurogenie in seinen Resultaten und diese für das Nervenproblem wichtige Differenz sehr wahrscheinlich macht.

Beschreibung.

Der Frosch, sonst von gewöhnlichem Aussehen, besitzt auf der linken Seite neben der normalen Extremität eine überzählige, welche zwischen ersterer und dem Steißbein der linken Beckenhälfte caudal angefügt ist (Fig. 1). Oberflächlich betrachtet, besteht die Extremität aus Ober- und Unterschenkel, Tarsus und drei Zehen. Der Oberschenkel erscheint stark verkürzt und verbogen und steht mit dem Becken durch ein Gelenk in Verbindung, welches nach allen Richtungen freie Bewegungen erlaubt. Der Scheitel des Kniegelenks ist nach rechts dorsal gerichtet, das Gelenk nur in beschränktem Maße passiv beweglich. Es folgt der Unterschenkel von annähernd normaler Länge und Konfiguration; die Kuppe des Crurotarsalgelenks zeigt nach links, Mittelfuß und Zehen nehmen eine rein caudal gerichtete Stellung parallel der Medianlinie des Tieres ein. Aus dem Verhalten der Gelenke ist ersichtlich, daß das überzählige Bein ähnlich dem rechten steht, also ein Spiegelbild des linken darstellt, eine Stellung, die ja bereits vielfach beobachtet wurde.

Skelet. Das Becken ist nach dem Röntgenbild nicht verändert (vgl. Fig. 2), wenn man aber abtastet, so erscheint das linke Ileum in der Gegend des Alaansatzes und des Proc. sup. gleichmäßig leicht verdickt gegenüber der andern Seite; eine Einkerbung oder Spaltung ist nicht vorhanden.

An dem in allen Dimensionen sehr schmächtigen Oberschenkelknochen fällt eine Abknickung in der Mitte der Diaphyse auf, welche

[1] Braus, H., Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905.

Digitized by Google

einen stumpfen, ventralwärts offenen Winkel bildet, an der Knickstelle ist keine deutliche callöse Verdickung zu finden, die auf eine etwa stattgehabte Fraktur mit Sicherheit schließen ließe. Das gewöhnliche Relief des Knochens fehlt, der mangelhaft entwickelte Femurkopf ist dorsal und etwas medial von dem des linken Beins in der Fossa acetabuli des Darmbeins zwischen Proc. sup. und Spina pelvis post. eingelenkt, in welche er entsprechend dem Abknickungswinkel von der dorsalen Seite her eintritt (Fig. 3). Femurkopf und die flache Pfanne sind durch eine Kapsel zu einem Gelenk verbunden. Während das Femur nur etwa halb so lang ist, wie normal, erreicht der Unterschenkelknochen fast die gewöhnliche Länge, ist jedoch dünn, leicht gebogen und läßt keine Zusammensetzung aus Tibia und Fibula erkennen, da der Sulcus intermedius fehlt. Das proximale Gelenkende steht in der Kniekehle, ist also an der Beugeseite der Femurcondylen so weit vorbeigerutscht, daß sich die beiden Knochen nur noch an einer Kante berühren (vgl. Röntgogramm). Infolge dieser Subluxationsstellung kann das Kniegelenk passiv kaum gebeugt werden und ist jedenfalls vorwiegend in Streckstellung gehalten worden. Genauere Untersuchungen der Gelenke konnten infolge gewisser Rücksichten auf die Erhaltung des Tieres als Demonstrationsobjekt nicht vorgenommen werden.

Statt der beiden proximalen Tarsusknochen findet sich nur ein kräftiger Skeletteil, dessen distale Epiphyse sehr breit angelegt ist und drei gut entwickelte Metatarsen trägt. Von der distalen Reihe existiert nur ein kleiner keilförmiger Knorpel (Fig. 3) an der fibularen Seite zwischen Tarsus und Metatarsale V, dessen Schneide tibialwärts gerichtet ist und dem Ligament. tarsi suppleus als Ansatzstelle dient; das Band zieht von hier teils zum III. Metatarsale, teils zum Tarsalknochen. Nach seinem Verhalten zu diesem Band kann der kleine Knorpel nur als ein verlagertes Tarsale II + III aufgefaßt werden. Es wird sich zeigen, daß die Deutung dieses Knorpels ebenso wie die mancher Muskelindividuen große Schwierigkeiten bereitet, ja unmöglich sein kann, wie auch aus den wenigen analogen Fällen in der Literatur hervorgeht. — Der mittlere der drei Mittelfußknochen besitzt vier, die seitlichen je drei Phalangen, also Zehe III, IV und V. Es fehlen vollständig: Centrale, Tarsale I, Praehallux, erster und zweiter Strahl. Die vorhandenen Skeletteile des überzähligen Fußes sind am besten entwickelt und unterscheiden sich nicht von normalen; trotz der Beschränkung auf drei Strahlen herrscht hier die größte Vollkommenheit.

Digitized by Google

Muskelsystem. Die Bestimmung der einzelnen Oberschenkelmuskeln war deshalb schwierig, weil die Ursprünge stets, die Insertionen häufig ganz ungewöhnliche waren, und vielfach eine Differenzierung in einzelne Individuen fehlte. Die Identifizierung derjenigen Muskeln war am leichtesten, welche dem normalen Bein zunächst entsprangen und zum Teil wie direkte Abspaltungen von der diesem zugehörigen Muskulatur aussahen, während die dem gespiegelten Objekt am meisten abgewandten Teile des Spiegelbildes Zweifel offen ließen. Ein M. cruralis (*b* Fig. 4) entspringt oberhalb der Kapsel von Proc. sup. il., erreicht das Femur erst in dessen Mitte am Krümmungsscheitel und strahlt in die Sehnenhaube des Kniegelenks aus. Der abnorme Ursprung wird durch die Verbiegung des Knochens verständlich, die der Muskel vermeiden mußte, wenn er eine dorsalwärts hebende bzw. streckende Wirkung auf den Oberschenkel ausüben soll; eine oberflächliche und tiefe Portion ist unterscheidbar. Medial und lateral finden sich zwei platte, teilweise sehnig umgewandelte Muskellamellen; die laterale entspringt gemeinsam mit dem M. glutaeus magnus des linken Beins (*c*, Fig. 4), erscheint wie eine Abspaltung von diesem und schließt sich dem M. cruralis an gewohnter Stelle an: M. glutaeus magnus. Die mediale Lamelle nimmt am medialen Rand der accessorischen Pfanne ihren Ursprung gemeinsam mit einem andern Bündel. Rücksichtlich ihrer Insertionen am Kniegelenk und proximalem Tibiaende kann ersterer dem M. sartorius, letzterer dem Gracilis major gleichgestellt werden. Rudimente eines Adductor magnus ziehen im Zusammenhang mit dem sehr unbedeutenden Ileofibularis von der Außenfläche des Ischium zur distalen Femurhälfte; auch die Lage des Muskels zum N. ischiadicus, welcher ventral von ihm liegt, rechtfertigen diese Deutung. Der Adductor hängt an seinem Ursprung gleichfalls mit demselben Muskel des linken Beins zusammen (Fig. 4 *a, b, c,*).

Die andern, besonders alle vom N. cruralis innervierten Muskeln des Oberschenkels fehlen. Eine merkwürdige Ausnahme hiervon bildet ein dem M. iliacus ext. nachgebildeter, in zwei kleine Bündel geteilter Muskelzug (*a*, Fig. 4). Von der leicht verdickten Ala ilei ziehen diese beiden Züge divergierend zum Hals des mißbildeten Femur, den sie mitsamt dem M. cruralis zwischen sich fassen. Der laterale Teil steht in engster Verbindung mit dem linksseitigen Il. ext., als dessen unbedeutende Abspaltung er wiederum erscheint und seinerseits nun einzelne Fasern zur medialen Seite des Femur abspaltet (*a a*, Fig. 4). Das eine dieser kleinen Bündel scheint ein-

Digitized by Google

wärts zu rollen, das andre auswärts, zwischen beiden tritt der M. cruralis hervor. Die Innervation dieser Muskeln konnte ich nicht feststellen, infolgedessen bleibt ihre Deutung unklar. Da ein M. iliacus int. ganz fehlt, der Nervenast des N. cruralis für den M. il. ext. aber erst den Il. int. versorgt, dann diesen durchbohrt, um zu dem Il. ext. zu gelangen, wie GAUPP[1] angibt und ich bestätigen kann, so steht vielleicht dieser Muskel unter dem Einfluß des Cruralisastes für den linken M. il. int. und ext., mit welchem er am Ursprung in direkter Verbindung steht.

Am Unterschenkel trifft man auf beinahe normale Verhältnisse. Alle Muskeln (Plant. long., Peroneus, Tibial. ant. long. und brev., Tibial. post., Extens. crur. brev.) sind, wenn auch dürftig, entwickelt, die gewöhnliche Topographie ist nicht gestört.

In Anpassung an die veränderten Skeletverhältnisse im Tarsus mußte auch die Muskulatur in ihrer sonstigen reichen Gliederung beschränkt sein. Der M. intertarsalis fehlt ganz, die Differenzierung der übrigen ist auf einer unvollkommenen Stufe stehen geblieben. An der Beugeseite kann man nur mit Mühe einen sehr schwachen M. tarsalis post. und Flexor dig. brev. superf. abgrenzen, besser hebt sich der zur Aponeurose gehende M. plantaris prof. als selbständiger Zug ab. Endlich nimmt ein breiterer Zug längs der distalen $^2/_3$ des Tarsalknochens seinen Ursprung und inseriert an dem Bandapparat über der Beugeseite der Tarsometatarsalgelenke; ich deute diesen als M. transvers. plant. prox., sein distaler Synergist ist nicht zu finden.

Auch auf der Dorsalseite der Fußwurzel ist die Gliederung der Muskulatur unvollständig, und es ist schwer zu entscheiden, ob sie indifferent geblieben oder geworden ist. Längs der ganzen Ausdehnung des tarsalen Röhrenknochens entspringt ein Muskel, welcher an der Dorsalsehne der III. und IV. Zehe ansetzt, einzelne Züge auch an den zugehörigen Metatarsalia. Der Muskel ist sicher ein Strecker des Fußes und der Zehen und scheint eine Kombination mehrerer Extensores comm. sup. long. und des Tarsalis ant. darzustellen; einige merkwürdige spiralige Züge, unter welchen Äste des N. tibialis hindurchtreten, umfassen den Knochen von der proximolateralen zur disto-medialen Seite, um teils an diesem selbst, teils an der Dorsalaponeurose ihr Ende zu finden.

Für die drei Metatarsalia und Zehen besteht eine feingegliederte

[1] GAUPP, E., Anatomie des Frosches. II. Aufl. Braunschweig 1897.

Digitized by Google

Muskulatur, über welche ich der Kürze halber eine tabellarische Übersicht gebe.

Beugeseite.

III. Zehe: Tendo flexor. brev. superf.
M. lumbricalis long.
- flexor teres
- lumbricalis brev.
- flexor oss. metatarsi
- interphal.

IV. Zehe: Die gleichen Muskeln, außerdem
M. lumbrical. longiss.
Mm. - breves
M. abductor propr.
- interphal. prox. (distal. fehlt)

V. Zehe: wie oben, ferner:
M. abductor brev. plant.

Streckseite.

III. Zehe: Extensor brev. superf.
- - med.
- - prof.

IV. Zehe: außerdem M. extens. long.

V. Zehe: die gleichen Muskeln, wie die III. Zehe, ferner
M. abductor brev. dorsal.

Die Muskulatur der vorhandenen drei Zehen ist also bis auf unbedeutende Defekte vollständig und gut entwickelt; wie zu erwarten, fand sich mit der gleichen Einschränkung auf drei Strahlen eine prinzipiell nicht von der Norm abweichende Nervenverzweigung vor.

Nervensystem. Der Plexus cruralis setzt sich, wie gewöhnlich, aus dem VIII., IX. und X. Spinalnerven zusammen und gliedert sich auf der rechten Seite, welche ich zum Vergleich untersuchte, in der nach ADOLPHI und GAUPP[1] häufigsten Weise, indem VIII zunächst den N. ileohypogastricus abgibt und dann mit dem kleineren Teil von IX den N. cruralis bildet (vgl. Fig. 5 u. 6*a*). Der größere

[1] l. c., II. Abteilung. S. 192 ff.

Digitized by Google

Teil des IX. vereinigt sich mit X zum N. femoralis post. s. ischiadicus. Linkerseits verhalten sich die drei Stämme zunächst ebenso, dann aber teilen sich der starke IX. und der schwächere X. Nerv nach parallelem Verlauf in annähernd gleicher Höhe in je zwei Äste (Fig 5 und 6*b*). Je ein Ast von IX und X verbinden sich nun zu dem oberflächlicher, also mehr dorsal gelegenen N. ischiadicus für das überzählige Bein und zwar gibt X die größere, IX die kleinere Hälfte seines Querschnittes ab. Die beiden andern ventral darunter liegenden Zweige von IX und X setzen den um ein Drittel stärkeren N. ischiadicus des normalen linken Beines zusammen, hier ist IX stärker beteiligt, wie bei dem überzähligen Nerven. Erst peripher von dieser Vereinigung nun nimmt der so kombinierte Nervenstamm den nach Abgabe des N. ileohypogastricus restierenden Teil des VIII. Nerven auf und bald darauf löst sich der N. cruralis nach vorn vom Stamm ab, während die Hauptmasse als N. ischiadicus des linken Beines weiterzieht. Der IX. und X. Nerv spalten sich also und geben je einen Teil ihrer Fasern, X die größere Hälfte an das accessorische Glied ab; der VIII. Spinalnerv dagegen tritt zu diesem in gar keine Beziehung, sondern nimmt seinen ungestörten Verlauf zum linken Bein. So wird verständlich, daß das accessorische Glied keinen N. cruralis besitzt, welcher ja hauptsächlich aus dem VIII. und einem Teil des IX. Nerven hervorgeht und daß demzufolge auch die vom N. cruralis versorgte Muskulatur nicht zur Entwicklung gekommen ist oder frühzeitiger Reduktion unterlag.

Die überzählige Extremität erhält also nur einen N. ischiadicus obiger Zusammensetzung und Stärke. Er zieht medial und dorsal von dem verbreiterten Proc. sup. il. und dem proximalen Femurende zur Kniekehle (Fig. 5), bedeckt von den schwachen Zügen des M. gracilis major und Sartorius. Unterwegs versorgt er alle Muskeln des Oberschenkels, soweit diese vorhanden, gibt Hautäste ab und teilt sich dann oberhalb der Kniekehle in den N. tibialis und N. peroneus. Ersterer entsendet zunächst den R. tibial. superf. längs der medialen Vorderkante des M. plantaris long. und innerviert diesen Muskel. Der Tibialisstamm (R. profundus) zieht am M. tibialis post. herab, durchsetzt ihn, löst sich in zwei Zweige auf, die sich wieder vereinigen, bildet also eine Schlinge und gabelt sich dann definitiv nach Abgabe der gewöhnlichen Muskeläste auf der Beugeseite des tarsalen Röhrenknochens in einen medialen und lateralen Ast. Die beiden Endäste verhalten sich ganz, wie die von Gaupp beschrie-

Digitized by Google

benen Rr. interstitiales plantares und es sei der Kürze halber auf diese Darstellung verwiesen. Gemäß der Reduktion der Skeletstrahlen finden sich nur zwei Rr. interstitiales, außerdem ein unvollständiger R. tibio-marginalis plant. muscul. und ein schwacher R. fibulo-marginalis. — Der bedeutend schwächere N. peroneus tritt unter der Endsehne des M. ileofibularis nach vorn, dann unter der Ursprungssehne des M. plantaris long. lateral und distalwärts. Nach Abgabe eines R. articularis zum Kniegelenk und der gewöhnlichen Muskeläste am Unterschenkel teilt er sich zwischen mittlerem und unterem Drittel des Crus. Nur den einen Endast, speziell die Rr. interstitiales dorsales III und IV zur Streckmuskulatur der Zehen und zur Haut konnte ich verfolgen, sie bieten kein besonderes Interesse.

Abgesehen von der Beschränkung, welche in der Reduktion des Skelets und der Muskulatur bedingt ist, ist das periphere Nervensystem des accessorischen Beines im wesentlichen normal ausgebildet. Besonderes Interesse erfordert die eigentümliche Spaltung des IX. und X. Spinalnerven und die Nichtbeteiligung des VIII. Nerven an der Innervation der Extremität, sowie das Fehlen des N. cruralis.

Es ist natürlich eine undankbare Aufgabe, die erste Frage, welche sich aufdrängt, die nach der Entstehung dieser Mißbildung, anzugreifen, denn eine definitive Entscheidung ist schon deshalb unmöglich, weil ich nur das erwachsene Tier untersuchen konnte und mir keine eigne experimentelle Erfahrung zu Gebote steht. Dennoch sind Reflexionen über die auslösenden Ursachen dieser Hypermelie berechtigt, soweit sie sich an den Tatbestand halten und an andern Beobachtungen aus der Natur oder dem Experiment eine Stütze finden. Das erste Erfordernis für eine Einsicht in die Ätiologie fertiger Mißbildungen ist eine genaue Untersuchung, welches leider in den bis jetzt bekannten ähnlichen Fällen häufig unterlassen oder nur unbefriedigend ausgeführt wurde. Die Mehrzahl der Autoren verzichtete auch auf jede weitere ätiologische Betrachtung und manche waren geneigt, einzelne Beobachtungen zu verallgemeinern. Letzteres Bestreben veranlaßte Tornier[1] zu Aufstellung

---

[1] Tornier, G., Überzählige Bildungen und die Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik. Verhandl. des fünften internat. Zool. Kongresses. Berlin 1901. — Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Zool. Anzeiger. Bd. XXIV. 1901 und andre Arbeiten.

Digitized by Google

bestimmter Sätze, die er durch einzelne Befunde aus der Natur und zahlreiche Experimente für bestimmte Fälle auch bewies und die den Vorzug zu haben schienen, daß sie den noch unscharfen Begriff der Keimplasmavariation unnötig machten. Andre, speziell BARFURTH, schlossen sich TORNIER nicht bedingungslos an, da die Zurückführung zahlreicher Mißbildungen auf rein mechanische Verletzung, Erzeugung von Wundflächen mit nachfolgender Superregeneration unmöglich blieb. Viele Experimente schalten ferner den Begriff der Wunde geradezu aus und lassen sehr gut die Vorstellung zu, daß Mißbildungen ebensowohl durch andersartige äußere oder innere Störungen in frühesten Entwicklungsstadien hervorgerufen werden können. Da es nicht der Zweck dieser Abhandlung ist, vermittels einer einzelnen Beobachtung in eine so umfangreiche Diskussion einzutreten und wäre es auch nur mit alleiniger Beziehung auf die Amphibien, so beschränke ich mich darauf, vorliegenden Fall nach Möglichkeit zu analysieren in der Erkenntnis, daß bei Mißbildungen von Fall zu Fall entschieden werden muß. Wenn auch nicht über das Agens, so lassen sich doch über Zeit und Modus der Entstehung dieser Mißbildung bestimmte Vermutungen anstellen.

Zunächst sei die Veränderung am linken Ileum besprochen, da gerade auf diese ein besonderer Wert in der Frage nach der Genese gelegt werden könnte. Nur die Gegend des Proc. sup. il. ist, wie erwähnt, etwas verdickt, jedoch so unbedeutend, daß die Verdickung auf dem Röntgenbild nicht einmal zu erkennen ist. Am übrigen Becken sind weder Spaltungen noch Verdoppelungen einzelner Teile nachweisbar, welche in andern Fällen am Becken und Schultergürtel in der Nähe überzähliger Glieder beobachtet wurden (DUMERIL, LUNEL, KINGSLEY, SUTTON, WINSLOW, TORNIER[1]). Die Verdickung erscheint ganz gleichmäßig und ist auf diejenige Partie beschränkt, welche der durch die Hypermelie bedingten, vermehrten Funktion dient. Da der Frosch ohne Frage das accessorische Glied bewegen konnte, wie aus dem Zustand der Muskulatur und der Nervenversorgung gefolgert werden muß, und wie z. B. die Mitteilungen von BARFURTH[2] und TUCKERMANN[3] in analogen Fällen bestätigen, so war

[1] S. unten.

[2] BARFURTH, D., Ein Triton mit einer überschüssigen fünfzehigen Gliedmaße. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft. 1899.

[3] TUCKERMANN, F., Supernumerary leg in a male frog. Journ. Anat. Physiol. Vol. XX. 1886.

Digitized by Google

die betreffende Stelle oberhalb des Gelenkes bei Bewegungen des verbogenen Femur einmal erhöhtem Druck ausgesetzt. Ferner entspringen gerade vom Proc. sup. ilei und dem Beginn der Ala ilei die meisten und bestentwickelten Muskeln, welche zu dem verkrümmten Oberschenkel hinziehen. So mußten die Knochenpartien durch vermehrte Inanspruchnahme verstärkt werden, die linke Beckenhälfte hatte eben lokal mehr zu leisten, infolgedessen wurde sie hier kräftiger. Daß die Ursprungsstellen der übrigen accessorischen Oberschenkelmuskeln nicht auch hypertrophierten, ist in der geringen Wirkung der schwachen sehnig umgewandelten Züge und dem weiten Auseinanderliegen ihrer Ursprünge begründet. Eine andre Erklärung läßt dieser Befund nicht zu, wie ich TORNIER gegenüber besonders betonen möchte. Die Auffassung dieses Autors[1] geht bekanntlich dahin, daß überzählige Extremitäten »aus Wunden durch falsche Verwendung der Regenerativkraft des Organismus« entstünden. Je größer und klaffender die Wundfläche, desto freier soll sich das Regenerat senkrecht zur Wundachse entwickeln; der Wundbezirk ist stets central von der überzähligen Bildung zu suchen, da er nur peripher von ihm gelegene Teile zu regenerieren vermag. TORNIER beschrieb u. a. einen Frosch[2], bei welchem ein Schulterblattbruch mit starker Verschiebung der Bruchenden an jeder Wundfläche ein Regenerat entstehen ließ, welches die Tendenz zeigte, die centralen bzw. peripherwärts liegenden Teile zu ergänzen. Die regenerative Kraft beider Scapulateile zusammen erzeugte so nicht nur einen neuen Schultergürtel, sondern auch zwei vollständige zugehörige Extremitäten. Nach TORNIERS Erklärung, die er später verallgemeinerte, wäre in unserm Falle das Becken als Ursprungsstätte der ganzen Mißbildung aufzufassen. Eine früher stattgehabte Verletzung des Beckens, also eine Fraktur, welche eine fast vollständige überzählige Extremität superregenetisch hervorrief, müßte aber gerade nach Ansicht dieses Autors sehr bedeutend gewesen sein und die Bruchenden stark dislociert haben, denn nur aus einer freien Wundfläche soll sich ja ein Regenerat entwickeln können. Wären anderseits die Wundflächen bald wieder aneinander getreten, so daß das Becken in jetziger Form heilte, so hätte eben kein Regenerat entstehen können. Man müßte also, um TORNIER zu folgen,

---

[1] TORNIER, l. c.

[2] TORNIER, Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Entstehungsursachen. Zool. Anzeiger. 1898.

Digitized by Google

eine Heilung unter erheblicher Deformierung des Beckens oder zum mindesten eine sehr unregelmäßige Callusbildung erwarten. Die geringe, ganz gleichmäßige Hypertrophie der linken Ala ilei läßt von alledem nichts erkennen, ist dagegen als funktionelle Anpassung vollauf erklärt.

Hiermit sollen die experimentellen Ergebnisse von TORNIER, BARFURTH[1] u. a. nicht tangiert werden, sie haben die Entstehung vieler Mißbildungen bei Amphibien durch Verletzung bewiesen und wie leicht man gerade Hypermelien durch operative Eingriffe hervorrufen kann, geht am deutlichsten aus den Untersuchungen von BRAUS[2] hervor, der bei seinen Transplantationsversuchen an *Bombinator*-Larven in sieben Fällen viermal accessorische Gliedmaßen neben der transplantierten erhielt, ohne jene zu beabsichtigen. Aber schon die wenigen und meist ungenau beschriebenen Naturbeobachtungen müssen vor einer Zusammenfassung unter ein ätiologisches Moment warnen. So fand DUMERIL[3] bei einer ähnlichen Mißbildung von *Rana* zwar ein hinten gegabeltes Ileum, jedoch das Femur fehlte ganz, so daß die Kontinuität innerhalb der Mißbildung aufgehoben ist und die peripheren Teile mit dem gegabelten Ileum in keinen genetischen Zusammenhang gebracht werden können. Das Beinskelet kann also nicht unter dem Einfluß eines central gelegenen Wundbezirkes entstanden sein. Bei einem andern Exemplar war das überzählige Bein der Lumbarregion der Wirbelsäule angegliedert, die bei Verwundung doch überzählige Wirbel hatte erzeugen müssen. Näher der TORNIERschen Beobachtung steht die von LUNEL[4], welcher eine Dreiteilung der Scapula mit drei zugehörigen Extremitäten und eine Verdoppelung des Beckens mit den peripheren Teilen bei Fröschen beschrieb. Auch WINSLOW[5] konnte neben der Extremität den zugehörigen Beckengürtel bei *Amblystoma punctatum* nachweisen, führt die Mißbildung aber selbst auf Grund eingehender Unter-

---

[1] BARFURTH, D., Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Herausgegeben von O. HERTWIG. 17. Lief. 1903.

[2] BRAUS, H., Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905.

[3] Zit. nach KINGSLEY, J. S., A case of Polymely in the Batrachia. Proc. Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. XXI. 1883.

[4] Ebenda.

[5] WINSLOW, G. M., Three cases of Abnormality in Urodeles. Tufts Coll. Stud. 1. No. 8. 1904.

Digitized by Google

suchung auf andre Gründe zurück. KINGSLEY[1] berichtet über eine Spaltung der Symphyse mit gleichzeitiger Hypermelie, die aber schwerlich auf eine Verwundung bezogen werden kann, auch lehrt die Entwicklungsgeschichte, daß die Vereinigung der beiderseitigen Beckenanlagen in der Medianlinie bei Amphibien manchmal unvollständig oder gar nicht erfolgt[2], eine gespaltene Symphyse braucht also nicht immer durch ein Trauma entstanden zu sein. TUCKERMANN[3] vermißte bei einer der unsrigen fast völlig gleichenden Mißbildung Beckenveränderungen, hier fehlte auch wieder das Femur. Weitere meist kurze Notizen über fraglichen Gegenstand von CAMERANO[4], SORDELLI[5], STROBEL[6] waren mir nicht zugänglich, man ersieht aber schon aus obiger Zusammenstellung, welche Mannigfaltigkeit hier herrscht und wie weit man mit der Annahme äußerer mechanischer Ursachen kommt.

Auf das Becken folgt ein in der Mitte rechtwinklig ventralwärts abgebogenes Femur. Welche Kräfte hier gewirkt haben, um die Abbiegung zu erzeugen, ist für die Genese der Mißbildung ohne Bedeutung. Ein hier gesetztes Trauma hätte den bereits ausgebildeten Knochen getroffen, braucht also in der Frage nach der Entstehung nicht erörtert zu werden. Man wird neben einer Fraktur noch an eine allmähliche Abbiegung denken, denn wäre diese nicht eingetreten, so ragte der Oberschenkel entsprechend seiner Gelenkung in der Fossa acetabuli dorso-caudal empor, nähme also eine Stellung ein, die jeden Gebrauch unmöglich machen und zugleich ein großes Hindernis bei allen Bewegungen des Tieres bilden würde. Damit der überzählige Fuß wenigstens als Steuer beim Schwimmen, als Stütze beim Springen benutzt werden konnte, mußte die Extremitätachse nach der Bauchseite abgebogen werden; dies kann durch eine plötzliche Gewalt oder durch eine allmählich wirkende »funktionelle Orthopädie« im Sinne von ROUX geschehen sein.

Die dürftige Entwicklung des Knochens ist hiermit allerdings

---

[1] l. c.

[2] Zit. nach BRAUS, Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelets. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Herausgegeben von O. HERTWIG. 19. Lief. 1904. S. 273.

[3] l. c.

[4] CAMERANO, L., Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Vol. XXV. pag. 113—116. (Triton taeniatus.)

[5] SORDELLI, F., ebenda. Vol. XXI. pag. 392—398. (Rana.)

[6] STROBEL, P., ebenda. Vol. XXI. pag. 385—390. (Rana.)

Digitized by Google

nicht begründet, für diese wie für alle Hauptdefekte der übrigen Extremität muß unzureichendes Keimmaterial beschuldigt werden. Sehen wir vom Unterschenkel ab, der außer allgemeiner Verschmächtigung nichts Ungewöhnliches bietet, und kommen zum Tarsus. Hätte hier Reduktion gewirkt, so müßte man proximal zwei, wenn auch rückgebildete, vielleicht nur in Resten noch vorhandene Skeletteile erwarten; sekundäre Verschmelzung zweier Röhrenknochen durch Nichtgebrauch ist meines Wissens noch nicht beobachtet, auch ist längs des ganzen Knochens keine »Nahtlinie« zu bemerken. Greift man dagegen auf die Anlage zurück, so erklärt sich der Zustand leicht entweder aus einer Verminderung des Blastems oder einem Verharren bereits angelegter Teile im Indifferenzstadium. Gerade dieses Ausbleiben der Gliederung in Einzelindividuen nehme ich auch für die Muskulatur in Anspruch, die, wie aus der Beschreibung ersichtlich, nicht allerorts klar gedeutet werden konnte. TUCKERMANN hat z. B. diesen Indifferenzzustand tatsächlich gesehen und beschrieben. Das überzählige Bein eines Frosches war zweimal sackartig aufgetrieben, dazwischen bestanden tiefe Einschnürungen. Die Anschwellungen entsprachen dem Ober- und Unterschenkel, die proximale war von einer undefinierbaren Muskelmasse ausgefüllt, in welcher sich Gefäße verzweigten, und enthielt keine Skeletteile. In der distalen Aussackung fand sich vorwiegend eine rötliche Flüssigkeit und einige schmale Muskeln. Die Tarsalmuskulatur konnte TUCKERMANN nicht bestimmen, da sie nicht bis zu isolierbaren Zügen differenziert war. Auf diese wichtige Beobachtung sei besonders hingewiesen, zumal da sie ein lebendes Tier betraf, welches, nebenbei bemerkt, auch geringe aktive Bewegungen mit der merkwürdigen Extremität ausführen konnte.

Mit diesem Hinweis soll nicht geleugnet werden, daß auch eine frühzeitige Degeneration ähnliche Zustände hinterlassen könnte. Aus den Untersuchungen von SCHAPER[1], HARRISON[2], BRAUS[3], GOLDSTEIN[4]

---

[1] SCHAPER, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. VI. 1898.

[2] HARRISON, R. G., On the differentiation of the muscular tissue, when removed from the influence of the nervous system. Amer. Journ. Anat. II. 2. Zit. nach GOLDSTEIN.

[3] l. c.

[4] GOLDSTEIN, K., Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einflusse des Nervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XVIII. 1904.

Digitized by Google

u. a. geht hervor, daß die Entwicklung und Regeneration auch des Muskelgewebes in frühen Stadien zunächst unabhängig vom Nervensystem vor sich geht, dann aber bald sistiert und der Reduktion weicht, wenn nervöse Beeinflussung ausbleibt. Degeneration aus diesem Grunde setzt aber sehr frühzeitig ein, bleibt an bestimmte Nervengebiete gebunden und wird bis zur vollständigen Entwicklung eines ausgewachsenen Tieres mit totalem Schwund der betreffenden Muskulatur geendigt haben. Auf diesem Wege bliebe also die eigentümliche Indifferenz vieler Muskelzüge in unserm Falle unerklärt. Auch wäre unter dieser Voraussetzung unverständlich, weshalb beliebige Gruppen ganz degenerierten, während ihre nächsten Nachbarn gleicher Innervation und Funktion sich normal ausbildeten; wenn ferner zur bestehenden Muskulatur Nerven traten, warum nicht auch zu allen übrigen? — Jedenfalls ist in der Entwicklung der Muskulatur ein Indifferenzstadium bekannt, und es ist besser begründet, einen Stillstand in diesem, wie einen hypothetisch konstruierten Rückschritt zu diesem anzunehmen.

Auch die Mängel der Extremitätenspitze kann ich nur auf primären Defekt zurückführen. Vor allem ist zu betonen, daß das hier Vorhandene am besten, ja vollkommen ausgebildet ist; nirgendwo sekundäre Reduktion. Der verschwenderische Reichtum der Muskulatur des Froschfußes hat keine nennenswerte Einbuße erlitten, muß also aus einem für diese Teile vollständigen Keim entstanden und durch späteren Gebrauch auf der Höhe der Ausbildung gehalten worden sein. Wäre für die Lücken im Skelet und Muskulatur ursprünglich ein Blastem dagewesen, so hätte die trophische Wirkung des funktionellen Reizes (Roux) auf dieses ebensogut entwickelnd und erhaltend gewirkt. Diese Defekte datieren allein und direkt vom Keim her.

Eine besondere Besprechung verdient noch der kleine Knorpel der distalen Tarsusreihe. Der Knorpel hat Form und Beziehung zum Lig. tarsi supplens, wie ein Tarsale II + III[1]. Die Lage am fibularen Fußrand aber, von der das Band tibialwärts zieht, ist gerade umgekehrt, wie gewöhnlich und stellt seine Homologisierung wieder sehr in Frage. Zwei Möglichkeiten möchte ich wenigstens andeuten. Einmal könnte dieselbe Ursache, welche zu der unvoll-

[1] Vgl. Gaupp, E., Mitteilungen zur Anatomie des Frosches. Carpus und Tarsus. Anatom. Anzeiger. Bd. XI und — Born, G., Die sechste Zehe der Anuren. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. — Nachträge zu Carpus und Tarsus. Ebenda. Bd. VI.

Digitized by Google

ständigen Verdoppelung einer Extremität führte, gewisse Keimelemente verlagert haben; doch spricht hiergegen die überall und auch hier zäh durchgeführte Regulation zur bilateralen Symmetrie, welche die überzähligen Bildungen bei Vertebraten stets zwingt, zu ihrer Nachbarschaft ein bestimmtes Symmetrieverhältnis einzugehen. Da alle Hauptteile spiegelbildlich zum linken Bein gestellt sind, so wird auch genannter Knorpel durch diese Kraft gerichtet worden sein. Anderseits könnte ein so kleiner Knorpel später unter dem Einfluß eines abnormen Gebrauches verlagert werden. Eine einfache Überlegung läßt schließen, daß der Frosch das accessorische Glied beim Gebrauch nicht der einen oder andern Seite zugeteilt, sondern mehr als medianes Glied benutzt hat, sonst hätte er sich das Gleichgewicht stören müssen. Demgemäß erlitt das Spiegelbild in den peripher sten Partien eine Abänderung, wie aus der Stellung des Fußes ersichtlich. Der Fuß war direkt caudal gerichtet, so daß der Unterschied zwischen tibialer und fibularer Seite verwischt erscheint. Vielleicht haben derartige Einflüsse die Lage des Knorpelchens später verändert.

Daß endlich diese Mißbildung überhaupt Nerven besitzt, und anscheinend alle in der Natur entstandenen Hypermelien, soweit sie daraufhin untersucht wurden (vgl. die Fälle von TUCKERMANN, WINSLOW u. a.), unterscheidet sie von den künstlich erzeugten, wie eingangs erwähnt wurde. BRAUS hat diese wesentliche Differenz darauf zurückgeführt, daß die autogene Nervenbildung dann ausbleibt, wenn das Superregenerat nie die normale topographische Beziehung zum Centralnervensystem eingenommen hatte. Bei in loco entstandenen Hypermelien war diese Beziehung also nicht gestört; von dieser Seite stand demnach auch in unserm Falle der vollständigen Entwicklung des peripheren Nervensystems nichts im Wege. Für die Nichtbeteiligung des VIII. Spinalnerven und damit das Fehlen des N. cruralis, und anderseits die so normale Ausbreitung des dorsalen Nervenstranges in der accessorischen Extremität, soweit dieselbe ausgebildet ist, gilt die gleiche Erklärung, wie für Skelet- und Muskelverhältnisse. Man kommt aus diesem Dilemma nicht heraus, wenn man die Defekte nicht schon im Blastem sucht und Unvollständigkeit der ersten Anlage annimmt.

Hierauf seien die Versuche beschränkt, diese Hypermelie unter möglichst engem Anschluß an ihre anatomischen Einzelheiten zu verstehen; nur über den mutmaßlichen Zeitpunkt und die Art des ersten Einsetzens der Mißbildung noch einige Worte. Daß die ex-

Digitized by Google

perimentellen Resultate von PIANA, BARFURTH, TORNIER[1] u. a. über Regeneration bei älteren Larven oder erwachsenen Amphibien für unsern Fall nicht herangezogen werden können, wurde erläutert. BARFURTHS[2] Untersuchungen an jungen Froschlarven leiten zu den früheren Stadien hin, sie haben gezeigt, daß eine »Regeneration bei ganz jungen Froschlarven regelmäßig eintrat, daß sie bei etwas älteren Individuen nicht immer erfolgte und bei noch älteren in der Regel ganz ausblieb«. Diese Resultate wurden später bestätigt, andre Autoren, z. B. FRAISSE, hält die Regenerationsfähigkeit der Anuren auch in jungen Stadien für sehr gering, bemerkt aber, daß das häufigere Vorkommen von Fröschen mit überzähligen Hinterbeinen hiermit im Widerspruch stehe. Diese Tatsachen lehren, daß Hypermelien bei Amphibien, wenn sie nicht auf eine Verwundung in späterer Zeit zurückgeführt werden können, auf sehr frühe Entwicklungsstadien bezogen werden müssen.

Vorstehende Experimente beschäftigen sich mit einer bereits angelegten, wenn auch nur als kurzes Stummelchen vorhandenen Extremität; andre, unter ihnen diejenigen SPEMANNS, betreffen die Keimanlage. Ehe ich diese kurz berühre, seien die beiden Möglichkeiten präzisiert, auf welche Weise vorliegende Hypermelie vom Keim aus entstanden sein kann. Einmal wäre an eine primär doppelte Anlage zu denken, welche später im proximalsten Teile (Becken) verschmolz, distal getrennt blieb. Eine solche ursprüngliche Äquipotenz des Extremitätenblastems und seiner Umgebung ist keine willkürliche Voraussetzung, ich erinnere nur an die Neubildung einer vollständigen Extremität bei *Bombinator*-Larven, die BRAUS nach vollständiger Entfernung der noch nicht fertig differenzierten Extremitäten-

---

[1] In seiner soeben erschienenen Arbeit »An Knoblauchkröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen«. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XX. Heft 1. Oktober 1905, wiederholt TORNIER im wesentlichen frühere Experimente mit gleichem Erfolg. Allem Anschein nach hat er jedoch nicht »Keimbezirke«, sondern bereits differenzierte »Beckenbezirksanlagen« (S. 80) durchschnitten, operierte also mit viel späteren Stadien, als den hier gemeinten; er erhielt ferner stets doppelte überzählige Glieder, nicht eine accessorische Extremität, wie in vorliegender und vielen andern Naturbeobachtungen, in den BRAUSschen Resultaten usw. Auf die zahlreichen Einwände, welche TORNIERS Auffassung ferner zuläßt, kann ich hier nicht eingehen, vermag mich derselben jedenfalls nicht anzuschließen. Leider wurde außer dem Skelet nichts untersucht, speziell nicht das Nervensystem.

[2] Ich folge hierin zum Teil BARFURTH, Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. HERTWIGS Handbuch. 17. Lief. 1903.

Digitized by Google

knospe beobachtete oder an die Resultate von E. F. Byrnes[1], in welchen sogar die ganze Gegend der Körperwand, an der später die Gliedmaßen entstehen würden, zerstört wurde, und doch entstanden normale Extremitäten. Hieraus darf man schließen, daß bei Zerstörung des Extremitätenblastems andres benachbartes Material kompensatorisch die gleiche Selbstdifferenzierung selbständig oder durch Induktion (Spemann) der darunter liegenden Teile eingehen kann. Auf diese Weise wäre das Zustandekommen einer überzähligen Extremität erklärt, aber nicht deren Defekte, und auch gegen die proponierte Verschmelzung des centralen Teils ließen sich Einwände erheben.

Näher liegt die andre Möglichkeit, die sich eng an die Resultate Spemanns anschließt und zugleich dem tatsächlichen Befund im vorliegenden Fall gerecht wird, nämlich die, daß das ursächliche Agens ein primär einfaches Extremitätenblastem zu einer Zeit traf, als bereits die Keimbezirke für die freie überzählige Extremität abgegrenzt waren. Bezüglich des Beckens bleibt die Frage offen, ob seine Anlage noch nicht differenziert[2] war, so daß noch eine Regulation zum Ganzen nach dem Anstoß zur Mißbildung folgen konnte, oder ob letzterer diese Blastemteile nicht erreichte.

Diese Auffassung stützt sich auf die Beobachtungen Spemanns[3,4], welcher bei frühzeitiger medianer Schnürung des *Triton*-Eies meist vollständige Doppelbildungen, bei später und vor allem schräger Schnürung immer unvollständige Doppelbildungen am Vorderende des *Triton*-Keimes erzielte, und »zwar entwickelte sich das defekte Vorderende auf derjenigen Hälfte des Keimes, von welcher das Vorderende der Hauptsymmetrieebene abgewandt ist«. In späterer Zeit (Neurula) erhielt Spemann durch die gleichen Mittel keine Verdoppelungen mehr. Spemann zog hieraus u. a. die Schlüsse, daß wahrscheinlich schon sehr frühzeitig (Ende der Gastrula) eine Differenzierung embryonalen Materials in bestimmte Keimbezirke eintritt

---

[1] Byrnes, E. F., On the regeneration of limbs in Frogs after the exstirpation of limb-rudiments. Anatom. Anzeiger. Bd. XV. 1898.

[2] Das zeitliche Vorangehen distaler Teile in der Differenzierung der hinteren Extremität bei Amphibien wird von Wiedersheim u. a. angegeben.

[3] Spemann, H., Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei. I—III. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XII. 1901. Bd. XV. 1902. Bd. XVI. 1903.

[4] Spemann, H., Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defekt. Zool. Jahrbb. Suppl. VII. 1904.

Digitized by Google

und weiter, daß zwischen Einengung der Medianebene oder schräger Schnürung einerseits und Defektbildung anderseits eine ursächliche Beziehung besteht.

Diese Resultate, deren Hauptpunkte ich nur herausgreife, betreffen wesentlich das Vorderende des *Triton*-Keimes, lassen sich aber zwanglos auch auf andre Körperregionen anwenden. So bleibt es keine reine Hypothese, wenn man annimmt, daß das unbekannte ursächliche Agens zur Zeit der Gliederung in Keimbezirke das Extremitätenblastem nicht genau median, sondern etwas seitwärts traf, so daß die kleinere Hälfte nicht alle Teile enthielt und, da die Keimbezirke bereits abgegrenzt, die Zeit der Regulation also verstrichen war, eine defekte Extremität hervorgehen ließ, die später unter dem Einfluß der bilateralen Symmetrie und der Funktion die bekannte spiegelbildliche Stellung und Form annahm. Sekundäre Atrophie hat vielleicht das Vorhandene noch etwas vermindert, aber nur eine nebensächliche Rolle gespielt.

Bleibt diese Erklärung der Genese auch eine Hypothese, so doch eine begründete, da sie sich auf den anatomischen Befund stützt, und gewichtige Einzelheiten mit Beispielen aus der experimentellen Embryologie belegt werden konnten. Wenn diese Mitteilung zu einer genaueren Untersuchung ähnlicher Mißbildungen anregt, als diese bisher vorgenommen wurden, ist ihr Zweck erfüllt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Photographie des Frosches.

Fig. 2. Röntgogramm. Der Frosch in Rückenlage, so daß das abgebogene proximale Femurende wegzieht und in der Verkürzung als Punkt erscheint.

Fig. 3. Halbschematische Darstellung des Skelets der überzähligen Extremität in Seitenansicht von links. Vergr. 2:1. Knochen braun, Knorpel blau. Der Femurkopf sitzt in der Fossa acetabuli.

Fig. 4. Oberschenkelmuskeln des überzähligen Beines von der Dorsalseite in ihrer Beziehung zur Muskulatur des linken Oberschenkels (Abspaltung). *a* Il. ext. (?), *b* Cruralis, *c* Glutaeus magnus (verbreitert, sehnig umgewandelt), *d* Ileofibularis und Teile des Adductor magnus. Vergr. 2:1. *a, b, c,* die entsprechenden Muskeln des linken Beines.

Fig. 5. Gelenkung des überzähligen Beines am Becken von der Dorsalseite, Abgang und Lage des accessorischen N. ischiadicus, seine Teilung in Tibialis und Peroneus. Die Muskulatur ist größtenteils entfernt gedacht, der M. ileococcygeus beiderseits durchschnitten. Vergr. 2:1.

Fig. 6 *b*. Plexus cruralis links etwas auseinander gezogen. *h* N. ileohypogastricus, *c* N. cruralis, *i* N. ischiadicus des linken, *x* N. ischiadicus des überzähligen Beines.

Fig. 6 *a*. Dasselbe rechts.

Digitized by Google

Über die Pyramidenbahn des Schafes und der Ziege.

Von

H. Dexler und **A. Margulies.**

(*Aus dem tierärztlichen Institut der k. k. deutschen Universität in Prag.*)

Mit 23 Figuren im Text.

Bei der verhältnismäßig großen Zahl experimenteller Untersuchungen über die Lage und den Verlauf der Pyramidenbahn bei verschiedenen Säugetieren erscheint es auffallend, daß wir bis heute nur wenig über das Verhalten dieses Bündels bei den uns leicht zugänglichen Huftieren wissen. Soweit die einschlägige Literatur uns über diesen Punkt Aufschluß zu geben vermag, verfügen wir nur über zwei Arbeiten, die dieses Thema betreffen, von ZIEHEN (2) und von DEXLER (3). Ersterer versuchte die Verfolgung der corticospinalen Bahn beim Schafe an Urankarminpräparaten und kam zu dem Ergebnisse, daß die Pyramidenfasern dieses Tieres nach ihrer Kreuzung dorsal aufsteigen, in den lateralen Teil des BURDACHschen Stranges eintreten und teils dort, teils in dem Maschenwerke der Substantia reticularis caudal ziehen. Letzterer untersuchte die sekundären Degenerationen in einem Falle von Kompressionsmyelitis eines Pferdes nach MARCHI und deutete die gefundenen Seitenstrangsdegenerationen unter Zugrundelegung der für den Menschen geltenden anatomischen Verhältnisse als eine die Pyramidenbahn betreffende. Während in dem einen Falle die Aufspürung der Pyramidenfasern nach Karminfärbung und Faserkalibrierung wohl nur als ein Notbehelf angesehen werden kann, der die Exaktheit der MARCHIschen Osmiumimprägnation nicht erreichen kann, griff DEXLER mangels vorhandener Angaben über den feineren Bau des Pferderückenmarks zu einem nicht zwingenden Analogieschluß (ZIEHEN).

Digitized by Google

Angesichts dieser Sachlage unternahmen wir es, die Topographie der genannten Bahn nach den Ergebnissen der sekundären Degeneration zu studieren. Wir gingen dabei so vor, daß wir anfänglich einseitige Durchschneidungen des Pyramidenbündels an der Medulla oblongata versuchten und später mehrfach variierte Rückenmarksverletzungen ausführten; außerdem ergänzten wir den Operationsmodus durch ausgedehnte Entrindungen der Großhirnhemisphären.

Von dem ursprünglichen Vorhaben, die Pyramiden nach der von Wagnerschen Methode nasal von ihrer Kreuzung zu durchtrennen, sind wir bald abgestanden, da uns alle drei darauf verwendeten Tiere am 1., 6. und 7. Tage p. o. infolge des Eingriffes eingingen. Das Caudalende der Pyramidenkreuzung liegt beim Schafe etwa 0,5 cm nasal von der ventralen Kante des Foramen occipitale magnum. Um die noch nicht gekreuzten Pyramiden zu treffen, ist es nötig, dorsal vom Körper des Os occipitale 2—2,5 cm weit in die Schädelhöhle vorzudringen oder an sie durch eine Trepanationsöffnung durch diesen Knochen von ventral heranzukommen. Richtig lokalisierte Verletzungen an der Hinterhirnbasis mittels spiralig gestielter Messerchen, die Markperipherie von dorsal und lateral umgehend, erwiesen sich bei mehreren Kadaverversuchen so schwer durchführbar, daß dieser Operationsmodus am lebenden Tiere gar nicht in Ausführung genommen wurde. Aber auch die ventrale Trepanation ergab, wie erwähnt, nicht die gewünschten Resultate. Die Knochendurchbohrung ging zwar nach vollzogener Seitwärtsschiebung der Weichteile des Halses gut von statten. Allein die Blutungen aus der Diploe und vor allem aus den nicht zu vermeidenden basalen Sinus des Gehirns waren so stark, daß der Boden der gesetzten Wunde nicht klar überblickt werden konnte. Die damit verbundene unsichere Dosierung des Schnittes wäre vielleicht durch Wiederholung der Versuche zu verbessern gewesen. Als Haupthindernis einer genügend langen Lebenserhaltung machte sich aber eine Pansenlähmung bemerkbar, die sich vermutlich als Folge der 15—30 Minuten dauernden, gewaltsamen Seitwärtsdrängung des Kehlkopfes, Zerrung der Nervenstämme usw. jedesmal neben einer totalen Schlinglähmung einstellte. Auch die Tamponade der basalen Lymphcisternen und die consecutive Kompression der Medulla oblongata durch das nachdringende Blut mögen dazu das Ihre beigetragen haben. Die Narkose machte einer tiefen Bewußtlosigkeit Platz, in der die Tiere vom Operationstische genommen wurden. 1—2 Stunden

Digitized by Google

nach dem Eingriffe begann sich der Pansen ballonförmig aufzublähen, ohne eine Spur einer Peristaltik zu zeigen. Künstliche Fütterung und Entleerung der Gase waren von keiner dauernden Besserung des Zustandes begleitet (Oesophagusfistel, Pansenschnitt). Das Abdomen wurde immer mehr aufgetrieben, die Atmung schneller und seichter, der Puls klein und unfühlbar und die Tiere starben asphyktisch. Vermutlich hätte sich bei weiteren Wiederholungen das eine oder das andre Exemplar finden lassen, das den Eingriff doch überstanden hätte; zu Massenversuchen war aber das teuere Material nicht geeignet.

Die nächste Versuchsgruppe beschäftigte sich damit, ein motorisches Rindenfeld elektrisch abzutasten, um es dann zu exstirpieren. Bei dem Umstande aber, daß die vorgenommenen Reizungen bei Einhaltung möglichst gleicher Vorbedingungen sehr ungleichmäßig ausfielen, so daß sich bei zwei Schafen ein schärfer umgrenztes motorisches Rindenfeld nicht angeben ließ, und weiteres, daß die Beziehungen der elektrischen Rindenerregbarkeit zur corticospinalen Bahn noch nicht genügend geklärt erscheinen, trachteten wir ein möglichst großes Areal der Körperfühlsphäre ohne Rücksicht auf ihre genaue Grenze auszuschalten. Die Decortication wurde mit dem Messer vorgenommen und dabei so viel als möglich geachtet, die Stammganglien nicht durch die sich später einstellende schämische Erweichung zu schädigen, die Schnitte also nicht zu tief gegen das Marklager zu verschieben. Die in der Tiefe der Furchen zurückbleibenden Rindenreste erwiesen sich stets bei der Sektion dieser Degeneration zum Opfer gefallen. Die Operationen wurden unter den Regeln strengster Aseptik und in tiefer Äthernarkose vorgenommen und nach der Technik durchgeführt, die Dexler für die Schädeleröffnung der Schafe angegeben hat (3). Wir hatten keine Verluste an Wundinfektion zu beklagen. Es erfolgte bei allen operierten Tieren, die nicht infolge der Verletzungen erlagen, glatte Heilung in 6—12 Tagen, ohne Verbandwechsel.

A. Versuch IV. 10 Monate altes Schaf. Rindenexstirpation an der linken Hemisphäre im Bereiche des gesetzten Schädeldefektes, am 24. XI. 1902. Eine Stunde p. o. steht das Tier auf seinen Beinen, hält den Kopf nach der verwundeten Seite hin, bis zur Berührung der Schulter mit der Schnauze. Vorgehaltener Hafer wird sogleich gierig aufgenommen. Angetrieben, geht das Schaf seiner Kopfhaltung nach im Kreise. Im Bereiche der Hautempfindlichkeit des ganzen Körpers sowie der Reflexerregbarkeit ist kein Unterschied zwischen links und rechts zu konstatieren. Augenbewegungen normal; das Sehen scheint

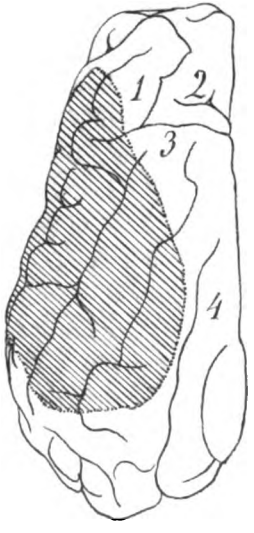
Digitized by Google

ungestört. Die abnorme Kopfhaltung geht nach acht Tagen völlig zurück. Tötung am 23. XII. 1903 durch Halsschnitt.

Die Sektion ergibt, daß das Gehirn für die Schädelhöhle zu klein geworden ist; es steht überall von den Schädelwandungen einige Millimeter ab. Die Hirnverletzung ist in ihrer ganzen Ausdehnung mit der Dura mater verwachsen. Oberflächlich ist das Gehirngewebe dieses Areals sehr weich, gelblich und von zahlreichen kleinen Cystchen durchsetzt. Die Größe des Defektes ist aus Fig. 1 ersichtlich. Er betraf das Mittelstück des Gyrus suprasylvius, die *w*-Windung SCHELLENBERGS, den caudalen Abschnitt der zweiten Frontalwindung und den gesamten Gyrus Sylvii mit den angrenzenden Regionen des Gyrus ectosylvius. Ventral reichte das ausgeschaltete Feld über die Insel bis zur Fissura rhinalis. Die Decortication war also mehr lateral erfolgt und hatte, was besonders hervorgehoben werden soll, den Gyrus sigmoideus völlig unberührt gelassen. Ferner waren frei geblieben der Occipitalpol, der Stirnpol und die Marginalwindung.

Bei der Durchsicht der angelegten MARCHI-Serie, in welche das Hirn vom Caudalrande des Chiasmas bis ins fünfte Cervicalsegment zerlegt wurde, ergab eine aus dem Bereiche der Verletzung kommende, die innere und äußere Kapsel passierende, massenhafte Faserdegeneration, die sich im gleichseitigen Hirnschenkelfuße nach caudal begab und, sich im Gebiete der Medulla oblongata ungemein rasch erschöpfend, die rechte Pyramide durchzog.

Fig. 1.



Rindendefekt des Schafes IV, schraffiert, in das Windungsschema eines normalen Schafhirns eingezeichnet. *1* zweite Frontalwindung; *2* Proc. sigmoideus; *3* Übergangswindung; *4* Mantelkante. Nat. Gr.

Innerhalb dieses Bündels begaben sich die dicht von schwarzen Schollen besetzten Fasern in die Tiefe der Fiss. ventralis, stiegen am Medialrand des Vorderstranges liegend, gegen die ventrale Commissur und durchflochten sich, mit den Fasern der gesunden Pyramide beginnend, knapp ventral von der weißen Commissur. Von dort strahlen die Fasern nach drei Richtungen auseinander (s. Fig. 3):

1) Ein Teil der Fasern tritt auf der Seite der Verletzung in ein gut abgegrenztes rundes Bündel ein, das im Bereich der weißen Commissur in axialer Richtung verläuft. Es ist dies ein paariges Bündel, das sich schon in der Höhe der caudalen Olive gut gegen die dorsalsten Teile des Schleifenfeldes abhebt und das nun, knapp ventral vom Bodengrau des vierten Ventrikels und weiter spinal in der ventralen Commissur das ganze Rückenmark entlang läuft. Im Lumbarmarke werden die commissuralen Fasern immer weniger dicht und das Bündel läßt sich von da ab nur schwer von dem dorso-medialen Teile der Vorderstrangsfasern trennen.

2) Ein zweiter, fast ebenso starker Anteil begibt sich in das gleichnamige Bündel der Gegenseite.

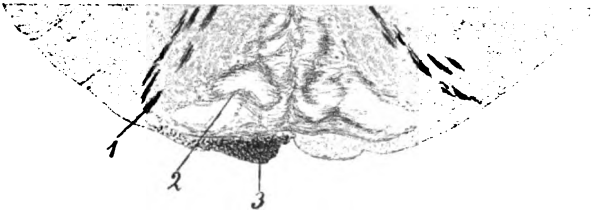
3) Ganz wenige Fasern umziehen, aus der Kreuzung dorsal austretend, den Centralkanal in schön geschwungenen Bögen nach lateral

Digitized by Google

und dorsal und verteilen sich in der Substantia reticularis des Dorsalhornes auf der Seite der Verletzung.

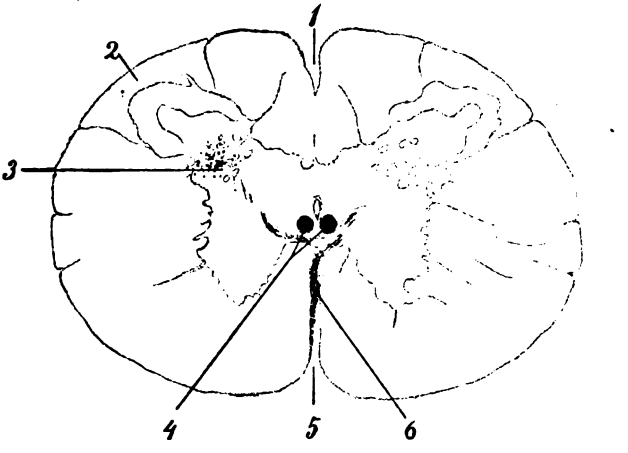
Die Substantia reticularis enthält proximal von der Pyramidenkreuzung außer den gewöhnlich in MARCHI-Präparaten vorhandenen Schollen keinerlei in Osmium imprägnierte Fasern; ebenso war das ventrale Commissurbündel, das

Fig. 2.



Schnitt durch die caudale Olive am Austritte der nasalsten Wurzelbündel des N. XII. 4/1 der nat. Gr. *1* Nerv. hypoglossus; *2* Ol. caud. dext.; *3* degenerierte Pyramide; die Degenerationsschollen in übertriebener Vergrößerung dargestellt.

Fig. 3.



Frontalschnitt durch das erste Cervicalsegment. 4/1 der nat. Gr. *1* Fiss. med. dors.; *2* spinale Trigeminuswurzel; *3* der in der Substantia reticularis des linken Dorsalhornes verlaufende Anteil der degenerierten Pyramidenfasern; *4* der in den intracommissuralen Bündeln verlaufende Anteil dieser Fasern; *5* Fiss. med. ventr.; *6* caudalster Rest der degenerierten Pyramide.

wir vorläufig intracommissural nennen wollen, proximal von der Einstrahlungsstelle der degenerierten Pyramidenfasern nichts Abnormes.

Die Ausdehnung der Degeneration in axialer Richtung ist eine unbedeutende. Alle degenerierten Fasern enden im Bereiche des Cervicalmarks, und zwar verschwindet die Degeneration des intracommissuralen Bündels im vierten Cervicalsegment, die des Reticularisgebiets bereits im zweiten; wenigstens ist in diesem Bereiche die Anzahl der auf dem Querschnitt

Digitized by Google

vorhandenen imprägnierten Schollen im Hinterhornareale nicht größer wie an MARCHI-Präparaten eines normalen Rückenmarks. Es muß ferner besonders hervorgehoben werden, daß die degenerierten Fasern in der Formatio reticularis nirgends sehr dicht liegen; um sie zu demonstrieren, ist ein steter Vergleich mit der Gegenseite nötig. Immerhin sind sie aber so markant, daß sie zur Diagnose der Verletzungsseite ausreichen: durchsucht man zuerst das reticulierte Feld des Hinterhornhalses auf Schnitten, die der caudalsten Pyramidenkreuzung angehören, so kann man sicher sein, daß auf derjenigen Seite, auf der dieses Feld vermehrte Schollen aufweist, immer der Rest der degenerierten, zur Kreuzung sich begebenden Pyramidenfasern nachzuweisen ist.

Die in unserm Falle vom Großhirncortex absteigende, durch die Pyramiden verlaufende Degeneration erschöpfte sich also größtenteils im Halsmarke; aboral von der Pyramidenkreuzung verlief sie in der Substantia reticularis dextra und dem intracommissuralen Bündel beider Seiten. Der größere Anteil der degenerierten Fasern verblieb auf der Seite der Verletzung; der kleinere Teil ging eine Kreuzung ein und verlief caudal im intracommissuralen Bündel der Gegenseite.

Da im vorliegenden Versuch der geringe Umfang der Decortication als Grund für die so unbedeutende Pyramidendegeneration angesehen wurde, strebten wir beim nächsten Experiment eine möglichst ausgedehnte Cortexzerstörung an.

B. Versuch VI. 1½ Jahre alter Hammel, operiert am 18. IV. 1904. Eröffnen der Schädeldecke rechts durch Stemmen und Ausschneiden des Knochens, nasal bis zu den Hornzapfen, caudal bis zur Crista occipitalis und medial bis nahe zur Mittellinie. Von der dorsalen Konvexität der rechten Hemisphäre wird die Rinde bis zur Medianspalte abgetragen. Das Stirnhirn wird mit dem scharfen Löffel abgeschabt, der Occipitalpol auf die gleiche Weise zu entfernen getrachtet. Beendigung der Narkose während des Anlegens der Naht. Verschluß der Hautwunde über der offen gebliebenen Knochenlücke.

Wenige Minuten p. o. blickt das Tier um sich, kann sich aber nicht erheben. Auf die Beine gebracht, bleibt es längere Zeit in sägebockartiger Haltung stehen, fällt aber noch leicht nach rechts um. Fünf Stunden später erhebt es sich spontan von seinem Strohsacke und beginnt bedächtig herumzugehen. Am 19. und 20. frißt es den mit der Hand vorgehaltenen Hafer, nimmt ihn aber noch nicht vom Boden auf. Geht lebhaft auf den Wärter zu, folgt mit dem Schädel der Kerzenflamme und erholt sich nun so rasch innerhalb der nächsten drei Tage, daß es sich wie ein normales Tier ernähren kann, und wird daher außer Beobachtung gestellt.

Status, zwei Tage vor der am 15. Mai vorgenommenen Tötung durch Halsschnitt: Das Schaf benimmt sich fast ganz wie ein gesundes Tier. Es frißt begierig, ist scheu, läuft, springt über Blöcke ohne anzustreifen, und weicht der Hand des Haschenden geschickt aus. Im Stande der Ruhe hält es den Hals gestreckt, den Kopf etwas gesenkt, und scheint die es interessierenden Objekte binocular zu fixieren. Der Kopf wird dabei oft etwas schief gehalten, so daß die operierte rechte Schädelhälfte tiefer steht als die linke. Das

Digitized by Google

Sehvermögen ist aber auf dem linken Auge beträchtlich gestört. Stellt man das Tier so auf, daß das rechte Auge frei, das linke aber gegen die Wand gerichtet ist, und treibt es nun von rückwärts durch Zuruf an, so weicht es unfehlbar nach links, d. i. nach der Seite des höher gehaltenen linken Auges aus, und schlägt mit der linken Kopfhälfte schwer an die Mauer an oder wischt mit ihr die Mauer entlang. Dabei ist aber der Kopf nach links wie auch nach rechts völlig frei bis zur Schulter zurückführbar. Beim Herantreten fremder Personen weicht das Schaf immer in einem scharfen Bogen nach links aus, sich dabei links wiederholt stark anschlagend. Sich selbst überlassen, geht es, Futter suchend geradeaus oder auch im Bogen nach rechts, so daß von einer gegenläufigen Zwangsbewegung kaum die Rede sein kann. Will man das Tier fangen, so muß man am besten von links kommen. Dem drohend erhobenen Arm des links stehenden Beobachters schenkt es keine Aufmerksamkeit; erst wenn dieser soweit dorsal vom Schädel von links nach rechts über die Nasenmitte geführt wird, bis er in den Gesichtskreis des rechten Auges gelangt, reagiert das Schaf durch Abwenden des Kopfes, Einstellen des Fressens oder durch Zusammenfahren.

Verbindet man das linke Auge, so hat es den Anschein, als ob die Sehstörung noch zunehmen würde. Das Tier hält den Kopf noch mehr schief, geht in kleineren Kreisen herum, schlägt sich noch häufiger an und bewegt sich langsamer, vorsichtiger. Verbindet man das rechte gesunde Auge und befreit das linke von der Blende, so tritt eine sichtliche Hilflosigkeit ein. Das Schaf schlägt sich links an wie früher, karamboliert nun aber auch von rechts her, und wird dadurch augenscheinlich sehr beunruhigt; es trippelt eifrig in Kreisen nach links herum und stößt noch viel häufiger an als ehedem. Trotzdem es sich wie ein blindes Individuum benimmt, muß aber im linken amaurotischen Auge doch eine, wenn auch geringe Sehleistung angenommen werden. Das geht aus dem Häufigerwerden des Anschlagens der linken Gesichtshälfte bei verbundenem linken Auge, sowie daraus hervor, daß das Tier mit verbundenem gesunden Auge und offenem amaurotischen Auge ziemlich geradlinig, wenn auch zögernd, durch die hell erleuchtete Tür der Dunkelkammer nach außen geht.

Die Lidspalte kann auf beiden Augen nicht völlig geschlossen werden. Leichte Conjunctivitis beiderseits. Medien rein. Pupillen gleich und mittelweit, prompt auf Lichteinfall reagierend. Augenhintergrund normal, Refraction beiderseits gleich.

Die Hautempfindung scheint gegen Stechen und Kneipen auf der linken Körperseite stark herabgesetzt, jedoch nicht fehlend. Beim langsamen Andrücken der Nadelspitze linkerseits wird das Tier erst unruhig, wenn die Haut durchstochen wird, wobei die Mitwirkung der Muskel- und Knochenempfindlichkeit nicht beurteilt werden kann. Rechterseits bewirkt das Ansetzen der dem sehenden rechten Auge verborgen gehaltenen Nadel sofort starke Lauf- und Abwehrbewegungen, so daß das Tier oft heftig gegen die Wand taumelt. Die Hautreflexe sowie der Patellarreflex lebhaft, beiderseits gleich (schnelles Zucken des Hautmuskels bei Berührung der Wolle).

Gehörs-, Geschmacks- und Geruchsuntersuchungen ergaben keine positiven Anhaltspunkte hinsichtlich ihrer Integrität.

Sektion 15. V. Hautwunde verheilt. Darunter starke, am Knochenrand fixierte Narbe, die in eine Bindegewebsplatte übergeht, welche die Knochenlücke

Digitized by Google

in der rechten Schädelseite schließt. Das Gehirn ist mit dieser Narbe fest verwachsen. Es steht weit von den knöchernen Wandungen ab und ist von einer beträchtlichen Menge klaren Serums umgeben. Nach dem Abtrennen des Gehirns von der Hautnarbe zeigt sich folgendes (s. Fig. 4): Der rechte Seitenventrikel ist dorsal eröffnet; von der rechten Hemisphäre fehlt der größte Teil. Erhalten ist von dieser Hirnhälfte: medial: orales Drittel des Gyrus cinguli, orale Hälfte der medianen Wand des Gyrus marginalis; nasal: Stirnpol bis zum Proc. sigmoideus; Gyrus olfactorius und praeinsularis; caudal und ventral: Hirnbasis, Proc. mamillaris lobi pirifermis und Gyrus hippocampi.

Hirngewicht einschließlich des ersten Cervicalsegments ohne Dura: 75 g (mittleres Hirngewicht beim Schaf nach SCHELLENBERG 130 g).

Die Untersuchung der MARCHI-Serie, in welche das ganze Gehirn und das Halsmark zerlegt wurden, ergab vielseitige, dem Umfange der Verletzung und zahlreicher sekundärer ischämischer Erweichungsherde entsprechende Degenerationen in den Stammganglien, dem Ganglion genic. later., dem gleichnamigen Tractus opticus, Columna fornicis dext., Septum pelluc., eine äußerst feinkörnige im Balken und im Mark des Gyrus cinguli, eine grobschollige im Fasc. retroflexus usw., deren Besprechung einer späteren Bearbeitung vorbehalten bleibt.

Was die descendierenden Bahnen betrifft, so fanden sich drei Bündel von Fasern, die sich aus den total degenerierten Markmassen des Zwischenhirns abspalteten: a) eine sehr dichte Degeneration, im Pes pedunculi verlaufend, die bis ins Rückenmark reichte; b) eine auf ein sehr kleines Feld beschränkte feinkörnige Degeneration, dorsal der Substantia Soemmerringii aufliegend, die sich im Mittelhirn lateral und dorsal wendete, zwischen dem Bindearm und der cerebralen Trigeminusbahn (HATSCHEK) caudal zog und, immer faserärmer werdend, schon in der Frontalebene des N. vestibularis-Austritts so schütter wurde, daß über den Verbleib dieses Bündels nichts Bestimmtes ausgesagt werden durfte. Auch über seinen Ausgang herrschte wegen der großen Erweichungsherde, die den dorso-lateralen Teil des rechten Thalamus, das gleichseitige Ganglion geniculatum laterale und die Tractuswurzeln betrafen, völlige Ungewißheit; c) ein grobkörnig degeneriertes Bündelchen, das sich dorsal vom Ped. mamillaris sammelte, eine kurze Strecke caudal wanderte und, dorsal am Ganglion interpedunculare liegend, seine Fasern in der Raphe eventuell über diese hinaus auf die Gegenseite zu senden schien. Die Aufsplitterung geht so allmählich vor sich, daß das Bündel über diese Linie hinweg nicht mehr verfolgt werden konnte. Da wir sonach von den Bahnen *b* und *c* nur die Degenerationsrichtung erheben, nicht aber Anfang und Ende ermitteln konnten, und da sie beide sicher das Rückenmark nicht erreichten, fielen sie für unsre Untersuchungen außer Betracht.

Über den Verlauf des absteigend degenerierenden Bündels *a* der Pyramidenbahn konnten wir folgendes nachweisen: Von der Schnitt- oder Narbenfläche im rechten Hemisphärenmark pflanzten sich die mit schwarzen Schollen dicht besetzten Fasermassen durch die mediale wie auch die laterale Kapsel medioventral fort. In der Frontalebene der Commissura nasalis occupieren sie neben der ganzen medialen Kapsel den dorsalen Abschnitt der lateralen Kapsel und die von ihr aus dem Linsenkern durchströmenden Fascikel ganz gleichmäßig. Im Bereiche der ventralen Hälfte des Linsenkerns und der inneren Kapsel mengen sich den abnormen Fasern immer mehr normal erscheinende bei, und ganz ventral waren die zerfallenen Markfasern nur spärlich vertreten.

Digitized by Google

In der Frontalebene der Hypophysenmitte zieht sich die Degeneration immer mehr ventro-lateral zurück und gelangt in die laterale Portion des Pes pedunculi in zahlreichen, sich scharf gegen normale Bündel abgrenzenden Strängen. Die degenerierten Bündel strahlen in den Hirnschenkelfuß in dorso-ventraler Richtung ein und verbreitern sich an der Ventralfläche dieses Organs, so daß sie in der Frontalebene des Ganglion habenulae die ganze Ventralseite des Hirnschenkelfußes besetzen. Ähnlich verhält es sich mit diesen Fasern in Schnitten aus dem Bereiche des Corpus Luysii. Doch scheinen aus diesem Ganglion, bzw. dies passierend, noch weitere Fascikel in das Fußgebiet einzuströmen. Endlich ist der ganze Querschnitt des Hirnschenkelfußes in der Höhe der oralsten Oculomotoriusfasern diffus und sehr dicht mit schwarzen Schollen bedeckt.

Fig. 4.

Ansicht des Gehirns von Schaf VI, unmittelbar nach der Herausnahme aus dem Schädel, die Größe des gesetzten Defekts demonstrierend. 1/2 der nat. Gr. (Photographie).

In der Frontalebene des oralen Brückenrandes hebt sich das Feld der degenerierten Pedunculusfasern ziemlich genau gegen die Schleifenschicht ab; auch zeigt sich, daß der Querschnitt des degenerierten Pedunculus auf etwa ein Drittel des gegenseitigen reduziert ist. Im Brückengebiete erfolgt darauf sehr rasch eine Aufhellung des Degenerationsfeldes; die bis dahin dicht aneinander gedrängten geschwärzten Pedunculusfasern werden durch die in querer Richtung eindringenden Ponsfasern weit auseinander geführt und wir beobachten: 1) die gut umgrenzbaren, degenerierten, aufgesplitterten Pyramidenbündel; 2) eine diffuse, ziemlich intensive Ausstreuung schwarzer Schollen und Körnchen im Gebiet der Brückenkerne; 3) eine sehr dichte Ansammlung solcher Schollen rechts an der Raphe, die sie, rasch an Zahl abnehmend, auch eine kurze Strecke überschreiten. Außerdem ermitteln wir auch dorsal vom Brückengebiet eine breite Randzone schwarzer Degenerationsprodukte genau dorsal über der Hauptmasse der Pyramiden. Im Bereiche der größten Breite der Brückenkerne, die allenthalben mit Degenerationsschollen dicht bedeckt sind, ziehen sich die Pyramidenfasern immer mehr gegen die Raphe zu und werden dabei noch von einem im ventralen Haubenfelde befindlichen Felde voll geschwärzter Fasern begleitet. Erst gegen den Trapezkörper zu ändert sich diese Lagerung, indem die degenerierten Bündel teils ventral in das Pyramidengebiet eintreten, teils dorsal davon in von den Trapezfasern auseinander gedrängten Fascikeln caudal weiterziehen.

Die Schollenlagerung ist in der Pyramide nun wieder viel dichter; doch gewinnt man den Eindruck, daß die Masse der degenerierten Fasern ganz beträchtlich abgenommen hat. Ein Vergleich mit den degenerierten Pedunculusquerschnitten läßt die Reduktion besonders deutlich hervortreten.

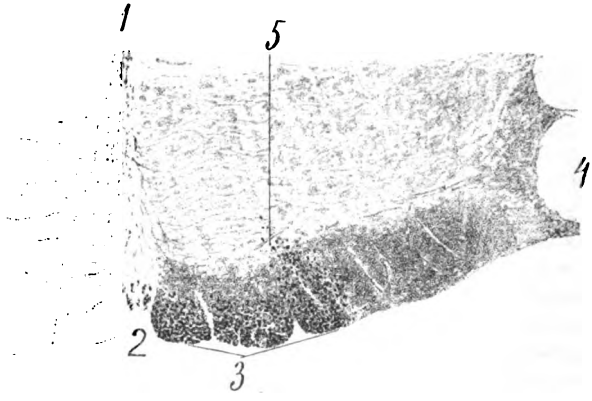
Auch im Bereiche des Trapezkörpers durchflechten noch einige Degenera-

Digitized by Google

tionsbündel die Querfaserlagen; doch ist die Hauptmasse der Fasern bereits ganz in der Pyramide angesammelt.

Auf Querschnitten aus der Höhe des Facialiskerns ist bereits der allergrößte Teil der Degenerationsfasern in die Pyramide eingetreten; eine schärfere Abgrenzung dieses Bündels gegen dorsal ist aber hier wie auch weiter caudal nur an der Medialseite möglich, wo die ventralsten Raphefasern das geschwärzte

Fig. 5.



Schnittpartie aus der Höhe des caudalen Pols des Nucl. nerv. facialis. *1* Raphe; *2* Fiss. med. ventr.; *3* Gebiet der degenerierten Pyramidenfasern; *4* Facialiskern; *5* ventrales Haubengebiet, in das degenerierte Pyramidenfasern gelangen.

Feld genauer trennen. Lateral wird es hingegen immer mehr von normalen Fasern untermengt und geht ganz unmerklich in die normale Umgebung über; auch dorsal von diesem Vermischungsrayon finden sich immer noch schwarze Schollen in kleinen Verbänden, die aus der lateralen Seite des Degenerationsfeldes zwischen die Fibrae arcuatae des ventralsten Haubenfeldes ausschwärmen (s. Fig. 5). Ihr weiterer Verlauf ist nicht zu ermitteln.

Medial spalten sich von der Pyramide gleichfalls kleinste Bündel ab, die ganz nahe an die Raphe heranziehen, sich aber dann verlieren, ehe ihre Fortsetzung festgestellt werden kann. Andre der degenerierten Bündel legen sich auch in die ventralen Faltungen der caudalen Olive, sind sogar nach der ventralsten Lamelle der Olive versprengt; aber weder hier noch in der Raphe kann ihr weiteres Abströmen gesehen werden. Längs der ganzen Ausdehnung des Hypoglossuskerns sowie der eben gekreuzten Schleifenfasern wenden sich einige der medialsten Bündel des Degenerationsfeldes mit größter Deutlichkeit nach dorsal in die Raphe (s. Fig. 6, *1*) und steigen eine kurze Strecke in ihr gegen die Medianlinie hin auf. Doch ist auch hier über den weiteren Verlauf dieser abzweigenden Bündelchen wegen der baldigen gleichmäßigen Abnahme und Verstreuung der Schollen keine Sicherheit zu gewinnen. Es muß aber hervorgehoben werden, daß ein Abströmen von Fasern aus der degenerierten Pyramide nirgends mit solcher Deutlichkeit zu erheben ist, als gerade an dieser Stelle. Ob die Ausstreuung feinster Körnchenketten in den Kernen des XII. mit diesen Bahnen zusammenhingen, ließ sich nicht demonstrieren. Jedenfalls waren sie im Kerne der einen Seite immer gehäufter wie in dem der Gegenseite,

Digitized by Google

und meist so dicht, daß die Einstellung eines solchen Kernquerschnittes auf die Lage der degenerierten Pyramide schließen ließ: sie fand sich immer auf der Gegenseite. Würde die Annahme einer Einstrahlung von Fasern aus der degenerierten Pyramide ins Korngebiet des Hypoglossus als richtig supponiert werden, so hätten wir nach der Mengenverteilung des gefundenen Markscheidendetritus auf eine schwächere Versorgung des gleichseitigen und eine stärkere des der Pyramide entgegengesetzten Kerns zu schließen. Die Voraussetzung eines organischen Zusammenhangs der Pyramidenfasern mit gewissen feinst zerfallenen Fasern im Kerninneren des Hypoglossuskerns dürfen wir nach unsern Präparaten um so berechtigter erklären, als wir in Schnitten aus den caudalsten Regionen dieses Nervenkerns sehr deutliche feinstkörnige Faserdegenerationen nachweisen können, die zur Schleifenkreuzung parallel, den genannten Kern ventral und lateral umziehen, um sich nach dorsal gegen die Hinterstrangskerne zu wenden. Ja, wie auf weiter caudal liegenden Schnitten bewiesen werden kann, wendet sich der größte Teil der degenerierten Pyramidenfasern gegen die Hinterstrangskerne bzw. gegen die dorsale graue Commissur hin.

Die durch die Faserabgabe an die Brückenkerne und an die Raphe an Umfang bedeutend reduzierten Pyramiden gelangen nun zur Kreuzung. Sie ziehen in der tiefen Fiss. med. ventr. nach dorsal und beginnen sich gegenseitig zu durchflechten, so daß die Fasern der degenerierten Pyramide mit jenen der gesunden bündelweise durcheinander gedrängt werden. Dann sieht man ziemlich unvermittelt in dem den Centralkanal umgebenden Grau zahlreiche degenerierte Fasern von der Kreuzung in das von den Bögen der Schleifenfasern seitlich abgegrenzte Areal eindringen und sich gegen die Nucl. fasc. cuneati hinziehen (s. Fig. 7, *3*). Ein Teil der feinsten Zerfallsketten löst sich im Centralgrau ganz auf, ein kleinerer wendet sich wieder im Bogen nach medial (s. Fig. 7, *3*) und scheint sich in kleinen rudimentären Bündelchen zu sammeln, die, noch in der dorsalen Commissur liegend, caudal wandern (s. Fig. 7, *2*). Ein andrer kleiner Teil der zerfallenen Fasern begibt sich in die intracommissuralen Vorderstrangsbündel beider Seiten.

Fig. 6.

Schnitt aus der Gegend der Olivenmitte. *1* dorsal auf eine kurze Strecke in die Raphe verfolgbare degenerierte Pyramidenfasern; *2* laterale Begrenzung der degenerierten Pyramide.

In den nächsten Schnitten der Serie wenden sich die degenerierten, in das centrale Grau eingetretenen Fasern immer mehr und mehr von der Mittellinie ab. Der von ihnen beschriebene Bogen wird weiter seitlich ausladend, und wir bemerken mit großer Deutlichkeit Faserbündel von feinsten schwarzen Schollen besetzt, die in ähnlicher Krümmung wie die Schleifenfasern sich lateral wenden und jenem Teile der Formatio reticularis zustreben, der an die Substantia gelatinosa angrenzt (s. Fig. 8, *2*).

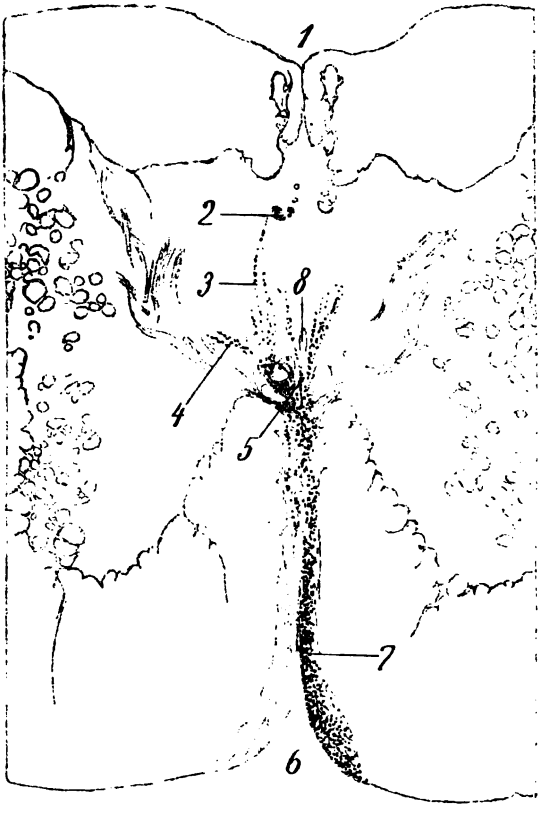
Hier erscheint die Mengenverteilung entgegengesetzt zu derjenigen des

Digitized by Google

Versuchs IV: auf der gekreuzten Seite verlaufen mehr, auf der ungekreuzten weniger Fasern. Auch konstatiert man jetzt bereits mehrere Schollenketten in beiden intracommissuralen Vorderstrangsbündeln, und zwar links (gekreuzt mehr wie rechts.

Die folgenden Schnitte zeigen, daß der größte Teil der noch vorhandenen Pyramidenfasern aus der Kreuzung sich ventral vom linken intracommissuralen Vorderstrangsbündel im Bogen dorsolateral wendet und in die Formatio reticularis sin. eintritt, deren Längsbündel um so reicher an Schollen werden, je weiter wir caudal vordringen. Diese Verhältnisse ändern sich von nun ab wenig, so daß wir am caudalen Ende der Pyramidenkreuzung folgenden Situs verzeichnen: Rechts Degenerationsfasern in verminderter Anzahl im Fasciculus intracommissuralis ventralis, in den Bündeln der Formatio reticularis und in einigen rudimentären Bündelchen dorsal in der grauen Commissur, die sich anschicken, sich der Basis der zarten Stränge anzulegen.

Fig. 7.



Schnitt aus dem oralsten Teile der Pyramidenkreuzung. 12/1 der nat. Gr. *1* Fiss. med. dors.; *2* intracommissurales Dorsalbündel; *3* Schollenkette, von der Kreuzung zu diesem Bündel ziehend; *4* lateral ziehende gekreuzte Pyramidenfasern; *5* Pyramidenkreuzung; *6* Fiss. med. ventr.; *7* Pyramis dexter; *8* Centralkanal.

Links besteht dieselbe Anordnung, nur ist die Dichte der Schollenausstreuung überall wesentlich größer, und außerdem enthält das centrale Grau links vom Centralkanal noch einige zarte Körnchenzüge, in ventrodorsaler Richtung dahinstreichend.

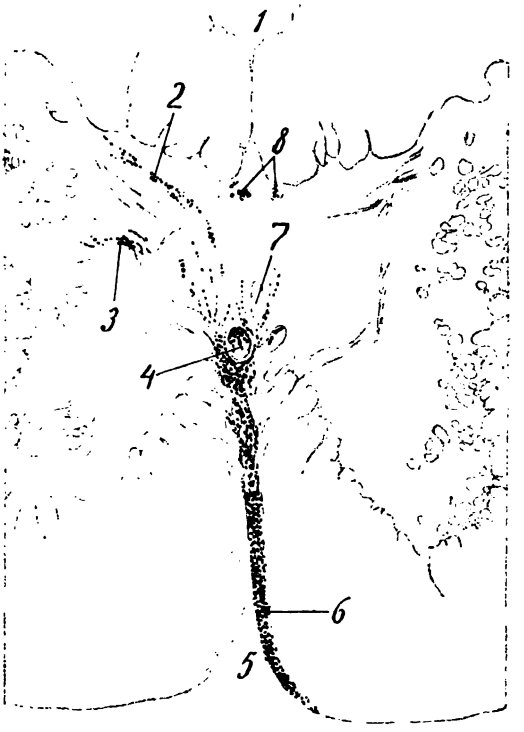
In der Höhe des nasalen Endes des ersten Cervicalsegments sind die dorsalen intracommissuralen Längsbündelchen sowie die Schollenketten im centralen Grau nicht mehr nachzuweisen. Wir treffen bloß noch degenerierte Markfasern in der Formatio reticularis und in den intracommissuralen Vorderstrangsbündeln, und zwar links bedeutend mehr wie rechts.

In der Höhe des Caudalendes des ersten Cervicalsegments ist die Lage

Digitized by Google

nur wenig verändert. Von den dorsalen commissuralen Längsfasern wie von den im Grau verteilten Osmiumkörnchen ist das meiste verschwunden; auch

Fig. 8.



Schnitt aus der Mitte der Pyramidenkreuzung. 12/1 der nat. Gr. *1* Fiss. med. dors.; *2* nach dem dorsalsten Abschnitte der Formatio ret. ziehende Pyramidenfasern; *3* nach dem ventralen Abschnitt der Formatio ret. ziehende Fasern der gegenseitigen Pyramide; *4* Fasc. intracom. ventr. sin., eine größere Menge Fasern aus der rechten Pyramide enthaltend; *5* Fiss. med. ventr.; *6* degenerierte rechte Pyramide; *7* Centralkanal; *8* Fasc. intracom. dorsales.

die in den Ventralbündeln und in den Hinterhörnern befindlichen Degenerationsprodukte nehmen rasch an Zahl ab.

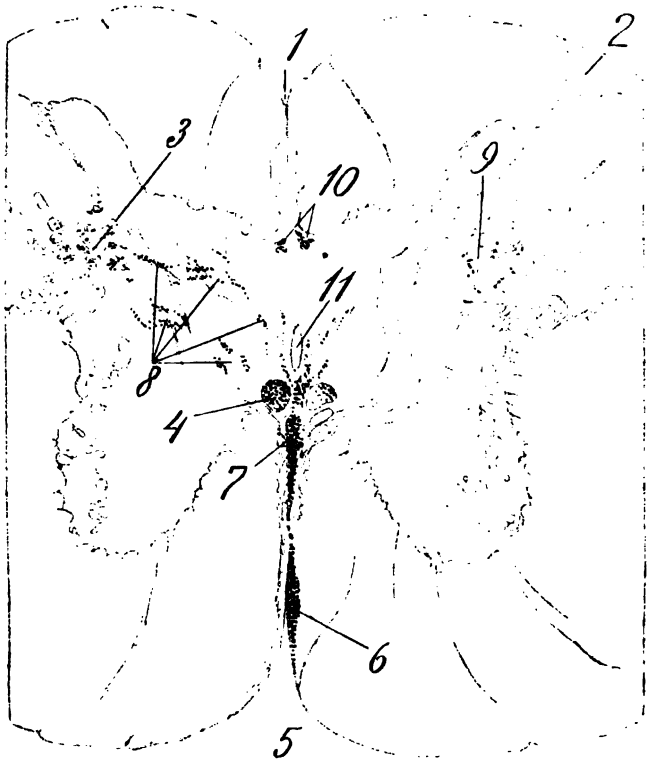
Vom zweiten Cervicalsegmente angefangen, verschwinden die degenerierten Fasern immer mehr; auch zeigt sich, daß bei dem vorliegenden Schafe das rechte intracommissurale Ventralbündel vom Vorderstrange hier wenig abgesondert ist, wodurch die Degeneration ohne Einschränkung dem dorsalsten Vorderstrangareale angehörig erscheint. Mit dem Verschwinden der Formatio ret. im vierten Cervicalsegment erlischt auch die Pyramidendegeneration völlig; im darauffolgenden Segment sind an den bezeichneten Stellen nur noch höchst fragliche Spuren nachweisbar.

Rekapitulieren wir den Versuch kurz, so ergab eine fast vollständige Zerstörung der rechten Hemisphäre, die ohne dauernde motorische Störung ertragen wurde, bei einem erwachsenen Schafe

Digitized by Google

neben zahlreichen Degenerationen des End-, Zwischen und Mittelhirns eine absteigende Degeneration in der rechten Pyramidenbahn, die sich im Bereiche der Formatio nigra, der Brückenkerne und der Kerne der Medulla oblongata rasch erschöpfte, und im Rückenmark

Fig. 9.



Schnitt durch das caudale Ende der Pyramidenkreuzung. Vergr. wie oben. *1* Fiss. med. dors.; *2* spinale Trigeminuswurzel; *3* Form. ret. sin. mit den Fasern der rechten Pyramide; *4* Fasc. intracommissuralis ventr. sin. mit der Hauptmasse der gekreuzten Pyramidenfasern; *5* Fiss. med. ventr.; *6* Rest der rechten Pyramide; *7* Rest der Pyramidenkreuzung; *8* aus der Kreuzung in die Form. ret. der Gegenseite einstrahlende Pyramidenfasern; *9* Form. ret. dext. mit ungekreuzten Pyramidenfasern; *10* degenerierte intracommissurale Dorsalbündel; *11* Centralkanal.

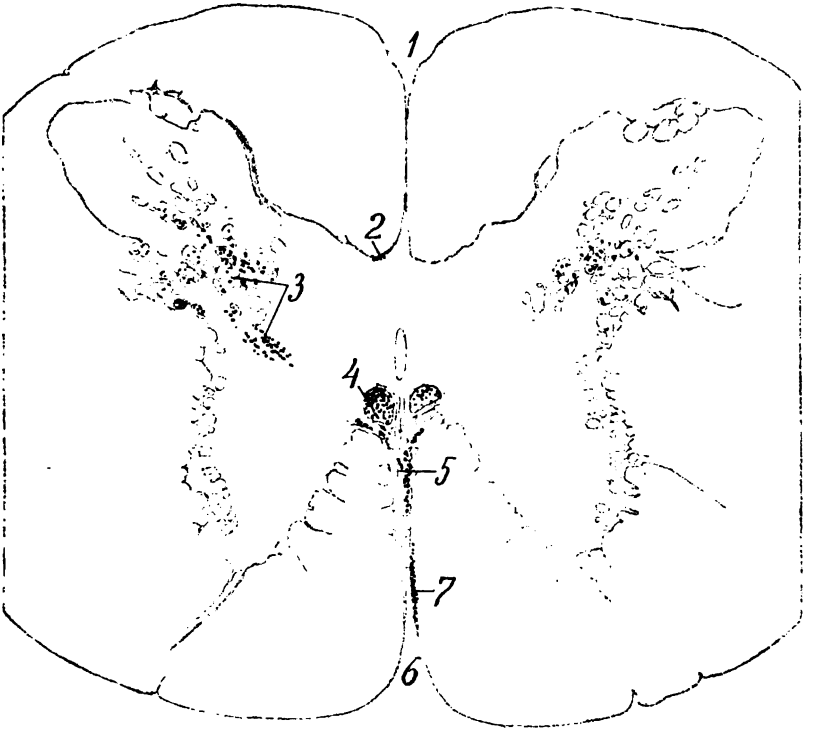
nach partieller Kreuzung teils im Vorderstrange, teils in der Formatio reticularis und der Commissur in rudimentären Bündeln bis zum vierten Cervicalsegment abstieg. Die Zahl der gekreuzten Fasern übertraf beträchtlich die der ungekreuzten.

Die ganz geringe Entwicklung des medullaren Teils der Pyramidenbahn, die uns auch dieser Versuch bestätigt hatte, legte uns

Digitized by Google

den Gedanken nahe, eine tiefer sitzende Querschnittsverletzung auszuführen, um dadurch eine eventuelle Modifikation unsrer Befunde

Fig. 10.



Schnitt durch das caudale Ende des ersten Cervicalsegments. Vergr. wie oben. *1* Fiss. med. dors.; *2* Rest der commissuralen dorsalen Degenerationsbündel; *3* in der Form. ret. sin. absteigende degenerierte Fasern aus der rechten Pyramide; *4* linkes intracommissurales Vorderstrangbündel mit der Hauptmasse der degenerierten Fasern der rechten Pyramide; *5* caudales Ende der Pyramidenkreuzung; *6* Fiss. med. ventr.; *7* caudalster Rest der degenerierten rechten Pyramide.

zu ermöglichen. Da ein unmittelbares Durchschneiden der Pyramiden am Boden der Medulla oblongata aus früher erwähnten Gründen nicht wohl angängig war, wählten wir neben der Decortication die sagittale Durchtrennung der Pyramidenkreuzung, eventuell eine Halbseitendurchschneidung des obersten Halsmarks oder eine Zerstörung der Pyramidenbahn im Mittelhirn bei Ziegen.

C. Versuch VIII. Am 4. Mai 1903 wird bei einem grauen einjährigen Ziegenbock das Halsmark von dorsal her durch Entfernung des Lig. occipito-atlant. frei gelegt. Nach Eröffnung der Dura mater sehr starke Blutung. Aufdecken der ersten Dorsalwurzel, Einstechen eines spitzen Messers in der Medianlinie nach ventro-nasal bis zum Auftreffen auf den Knochen; Verschluß der

Digitized by Google

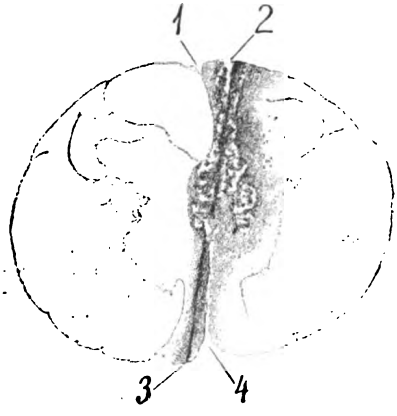
Wunde. Das aus der Narkose erwachte Tier schwankt anfangs stark, fällt einige Male seitlich um, erhebt sich aber ohne fremde Hilfe und ist nach fünf Stunden hinsichtlich seiner Körperbewegungen anscheinend völlig wiederhergestellt. Während der 24tägigen Beobachtungszeit konnte klinisch keine Störung der Bewegung, Empfindung und Sinneswahrnehmung objektiv nachgewiesen werden, wenn wir von einer extremen Beugestellung des Schädels absehen wollen, die durch den Verlust des Nackenbandansatzes durch die Operation bedingt war.

Die Sektion ergab im verlängerten Mark nur eine 4 mm lange, niedrige kammförmige Erhebung knapp neben der Mittellinie rechts, im Einstrahlungsgebiete der rechten ersten Dorsalwurzel.

Bei der Durchsicht der angelegten MARCHI-Serie zeigt sich folgendes: Der Stich drang in das Rückenmark am Übergange in die Medulla oblongata, rechts von der Mittellinie zwischen dem GOLLschen und dem Keilstrang ein, ging schief zum Centralkanal, den er zerstörte, und trat knapp am Rande der Fiss. med. ventr. links nach außen (s. Fig. 11). Dabei war das Messer von dorsal und caudal nach ventral und nasal vorgedrungen, hatte aber die Pyramidenkreuzung nur in ihrem caudalsten Teile getroffen; ihr oraler Teil war unverletzt geblieben.

Aus dem Bereiche der traumatischen Degeneration entwickelten sich mehrere sekundäre Degenerationen 1) im aufsteigenden und 2) im absteigenden Sinne. Ad 1: a) Eine sehr dichte Schollenein lagerung findet sich im Fasciculus cuneatus dexter, die bis zu seinem Kerne verfolgt werden kann. An seine Basis legen sich dünne degenerierte Faserbündel an, die über die medio-dorsale Kante des Hinterhorns, zum Teil auch durch die Substantia Rolando hindurch ins centrale Grau eintreten und sich dort aufsplittern. Sie entstammen vermutlich verletzten Dorsalwurzelfasern. b) Eine sehr grobschollige, schütter angeordnete Faserdegeneration, im dorsalsten Gebiete des rechten Seitenstranges verlaufend, die sich bis zum Auftauchen des Seitenstrangskerns nasal zieht, dort einen kleinen, lateral liegenden Ganglienzellenhaufen umhüllt, jedoch nicht in ihn eindringt, und sich von da ab ganz allmählich den Fasermassen des Corpus restiforme beimengt, mit denen sie sich nach dem Kleinhirn wendet. Eine Gewißheit besteht hierüber jedoch nicht, weil die Auseinandersprengung der wenigen Schollenketten sehr rasch vor sich geht, so daß ihre Zusammengehörigkeit sowie ihre Bedeutung in dieser Höhe nicht mehr völlig klar ist. c) In der medialen Vorderstrangsregion bis über den Rand nach lateral reichend, ein sehr grobscholliger Faserzerfall, links bedeutend stärker als rechts. Die Masse

Fig. 11.



Schnitt aus dem Übergang des ersten Cervicalsegments in das verlängerte Mark, die gesetzte Verletzung demonstrierend. 5/1 der nat. Gr. *1* Sulc. med. dors.; *2* Eintrittsstelle des Messers im rechten Hinterstrang; *3* seine Austrittsstelle im linken Vorderstrang; *4* Fiss. med. ventr.

Digitized by Google

der degenerierten Fasern nimmt nasal sehr rasch ab, so daß nur wenige weit auseinanderliegende Schollenzüge über das rechte Haubengebiet diffus zerstreut eruiert werden können. Über die Gegend der dorsalen Olive hinaus sind auch diese nicht mehr sicherzustellen. Ein weit besser konsolidierter Teil von zerfallenen Markfasern geht nasal aus der traumatischen Degeneration der Vorderstränge beider Seiten hervor. Er zieht sich auf seinem Wege nach nasal allmählich ventro-lateral, liegt knapp dorsal den caudalen Oliven an, gleitet an ihrer Lateralseite bis zur ventralen Markperipherie herab, umlagert die austretenden Hypoglossuswurzeln und durchsetzt dabei auch die laterale Lamelle der genannten Oliven, um endlich ins Gebiet der lateralen Schleife zu gelangen, mit der er hirnwärts zieht.

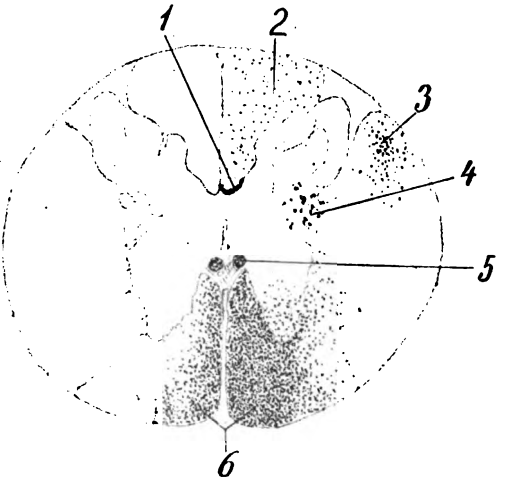
Descendierend sind degeneriert:

a) Einige Fasern in der dorsalsten Schicht des rechten Seitenstranges, die sich im fünften Cervicalsegment verlieren. Räumlich und nach dem Schollenkaliber schienen sie an der Kontinuität der beschriebenen ascendierenden Seitenstrangsentartung zu liegen, so daß über diese Faserung vorläufig nichts Näheres angegeben zu werden vermag (s. Fig. 12, *3*).

b) In dem ganzen Querschnitt des rechten Hinterstranges eruiert man bei stärkerer Vergrößerung vollkommen diffus verstreute, feinste schwarze Körnchen, die auf der Gegenseite fehlen; sie lassen sich bis zur oralen Region des zweiten Cervicalsegments verfolgen (s. Fig. 12, *2*).

c) Ebensoweit hinab reicht ein kleines, von der Verletzung ausgehendes, aber sehr dicht mit Schollen besetztes Feld, das in dem Winkel sitzt, der von dem Medianseptum und dem Dorsalkontur der grauen Commissur gebildet wird. Wir erkennen in ihm den caudalen Rest des dorsalen, Pyramidenfasern führenden intracommissuralen Bündels (s. Fig. 12, *1*), das sich hier ganz an den Hinterstrang anlegt.

Fig. 12.



Schnitt aus dem oralen Ende des zweiten Cervicalsegments. 7/1 der nat. Gr. *1* degeneriertes rechtes dorsales Intracommissuralbündel; *2* diffuse Degeneration im rechten Hinterstrangsgebiet; *3* Degenerationsspuren im rechten Seitenstrang; *4* Degeneration in der rechten Formatio reticularis; *5* Degeneration im rechten ventralen Intracommissuralbündel; die des gegenseitigen ist etwas weniger intensiv; *6* Degeneration im Sulcomarginalteil der Vorderstränge, rechts intensiver als links.

d) Eine nur mäßig dichte Degeneration in der Formatio reticularis dextra, von der Durchtrennung bis zum dritten Cervicalsegment reichend, wo sie sich ganz allmählich verliert; nach Lage, Degenerationsrichtung und Faserzahl gleicht sie völlig der bei Rindenexstirpationen gefundenen (s. Fig. 12, *4*). Die linke Formatio reticularis ist fast ganz schollenfrei geblieben, was wohl daher rührt, daß ihre

Digitized by Google

Beschickung durch Pyramidenfasern schon aus jenem Teile der Decussatio geschieht, der oral von der Verletzung liegt, so daß der Zuzug aus dem hier zerstörten Kreuzungsreste ganz fehlt oder so geringfügig ist, daß er sich der Eruierung entzieht.

e) Eine sehr dichte Degeneration in dem ventralen intracommissuralen Bündel beider Seiten, von der sich bis ins 12. Rückenmarkssegment Spuren nachweisen lassen: Die des rechten Bündels stammt von seiner Durchschneidung, die des linken aller Wahrscheinlichkeit nach von dem Übertritte degenerierter Pyramidenfasern aus dem zerstörten caudalsten Abschnitte der Pyramidenkreuzung (s. Fig. 12, *5*).

f) Eine sehr dichte, bis ins Sacralmark absteigende grobschollige Degeneration in beiden Vordersträngen, vorwiegend deren mediales Gebiet einnehmend. Nur rechts, wo der Markfaserzerfall dichter ist wie links, zieht sich das degenerierte Feld im Bogen nach lateral. Die so markierte Bahn liegt von der Intumescentia cervicalis angefangen ganz am Rande der Fiss. med. ventr.; lateral verlieren sich die Schollenketten allmählich gegen das Innere des Markmantels, ohne eine scharfe Grenze einzuhalten. In ihrem ganzen Verlaufe kann man in den anliegenden Vorderhornpartien ungemein zahlreiche, feinstkörnige Körnchenzüge nachweisen, die die graue Substanz ganz unregelmäßig durchsetzen (s. Fig. 12, *6*).

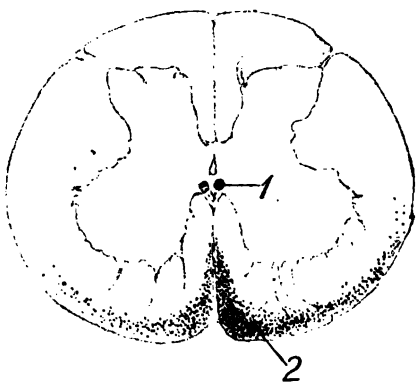
Analysieren wir die demonstrierten Bahnen hinsichtlich ihrer Differenzierung von dem direkten cerebrospinalen Bündel, so haben wir bloß die descendierenden Degenerationen zu berücksichtigen. Zu ihnen gehören 1) die diffuse kurze Hinterstrangsdegeneration; 2) die grobschollige des ventralsten rechten Hinterstrangsareals; 3) die im dorsalsten Seitenstrangsgebiete rechts; 4) die der Formatio reticularis rechts; 5) die der ventralen intracommissuralen Bündel und 6) die der Vorderstrangsgrundbündel beider Seiten.

Über die diffuse Hinterstrangsdegeneration läßt sich Positives kaum angeben. Eine Gruppierung der Zerfallsprodukte zu irgendeiner enger umschriebenen Strangformation, ähnlich dem Schultzeschen Komma, dem dorso-medialen Sacralbündel, oder wie sie nach Zerstörung der Dorsalwurzeln eintritt, war nicht erfolgt. Auch die dorsale Seitenstrangsdegeneration ist zu wenig markiert, um näher bestimmt werden zu können. Es wird dies außerdem durch den Umstand verhindert, daß innerhalb dieses Bereiches eine geringfügige, trotzdem aber unzweifelhafte Degeneration im aufsteigenden Sinne bestand. Die medio-ventrale Vorderstrangsdegeneration ist nach ihrer Lage, Degenerationsrichtung, den unzweifelhaften Beziehungen zu dem Grau der Vordersäulen und der durch den grobscholligen Zerfall bewiesenen Kalibergröße mit dem Fasciculus sulcomarginalis, der Vierhügelvorderstrangsbahn zugehörig zu identifizieren. Doch bleibt die sichere Bestimmung in

Digitized by Google

unserm Falle wegen Mangel der Kenntnis des Ausgangspunktes dieser Bahn bei der Ziege noch offen. Sie ist auch für unsre Zwecke weniger wichtig; denn sie wie auch die beiden andern soeben genannten Degenerationen hängen mit derjenigen des cerebrospinalen Bündels, dessen Lage wir aus den Versuchen I und II kennen, nicht zusammen. Zugehörig zur Pyramidenbahn darf man bloß die Degeneration der ventralsten Hinterstrangsfasern, der intracommissuralen Vorderstrangsbündel und der Formatio ret. dext. rechnen. Sie ist nach Gestalt und Lage bei der operierten Ziege ganz derjenigen der operierten Schafe gleich. Ein geringer Unterschied ist nur dadurch ausgedrückt, daß die descendierende Degeneration des intracommissuralen Vorderstrangsbündels hier bis ins siebente Cervicalsegment gelangte, während sie in den früheren Versuchen bereits im vierten endigte.

Fig. 13.



Schnitt durch das siebente Rückenmarkssegment. 5/1 der nat. Gr. *1* Degeneration im rechten intracommissuralen Bündel, im gegenseitigen weniger dicht; *2* Degeneration des Sulcomarginalteils des rechten Vorderstranges; links weniger dicht.

Da der Versuch wegen der zu geringen Zerstörung der Pyramidenkreuzung nur unvollständig war, wurde er wiederholt.

D. Versuch XII. Ein einjähriger Ziegenbock wurde am 7. XI. 1903 in der Weise operiert, daß ihm nach Abtrennung des Lig. nuchae der Bogen des ersten Halswirbels abgetragen und die Medulla oblongata genau in der Medianlinie in der Gegend des Calamus scriptorius sagittal durchschnitten wurde. Mäßige Blutung. Aus der Narkose erwacht, vermochte das Tier anfänglich den Körper auf den Beinen nicht zu erhalten und war spastisch gelähmt. In den drei ersten Tagen p. o. bildeten sich starke Spasmen an allen Extremitäten aus. Die Beine wurden maximal gestreckt gehalten, konnten bei Aufstehversuchen willkürlich gebeugt werden, kehrten aber wieder in die Streckstellung zurück. Vom fünften Tage ab wurde der Kopf nach dem Futter gehoben und letzteres trotz der stark flektierten Schädelhaltung geschickt erfaßt und rasch aufgezehrt. Die Sinnesorgane schienen normal zu funktionieren. Ein Defekt in der Hautsensibilität ließ sich nicht bestimmen. Vom zehnten Tage an konnte sich der Bock mit stark nach vorn gestreckten Beinen allein auf die Brust aufrichten, fiel aber bald nach rechts um. In die linke Seitenlage gebracht, versuchte er unter größter Anstrengung sich nach rechts über die Brust zu drehen, was ihm aber nur schwer gelang, da die unterstützende linke Vorderextremität

Digitized by Google

nicht weit genug nach vorn und unter den Körper geschoben werden konnte. Der Zustand besserte sich indessen ziemlich rasch, und am 16. Dezember konnte der Bock gut gehen und laufen. Mit den Vorderextremitäten marschierte er etwas breitspurig, aber es war nicht sicher, ob dieser Gang nicht durch die stark gebeugte Kopfhaltung infolge des Ausfalls der Nackenbandstütze mitbedingt war. Das Spiel der Ohren, Schnuppern usw. schien ganz normal. Ein Ausfall in der Hautempfindung war auch jetzt nicht zu erweisen.

Nach 39 Tagen wurde das Tier durch Halsschnitt getötet.

In der fertig gestellten MARCHI-Serie zeigte sich die Schnittverletzung so gelagert, daß eine Spaltung und Zerstörung der gesamten Pyramidenkreuzung gelungen war (s. Fig. 15). Das Messer war median im Dorsalseptum knapp hinter dem Obex eingedrungen und nach ventral und nasal geführt worden, so daß noch die rechte caudale Olive teilweise gespalten (s. Fig. 14) worden war. Der Schnitt war also naso-ventral um einige Millimeter nach rechts abgewichen und hatte noch die rechte Pyramide oral von der Kreuzung getroffen und in vertikaler Richtung durchtrennt. Die traumatische Degeneration hatte sich naturgemäß zu beiden Seiten des Schnittes etwas seitlich ausgedehnt. Dadurch waren die GOLLschen Kerne namentlich links stark beschädigt worden, und entlang des Centralkanals erstreckte sich eine fächerige Cyste etwa 6 mm weit nach caudal.

Von den zustande gekommenen sekundären Degenerationen seien folgende erwähnt:

Ascendierend.

I. In den Hintersträngen: a) Ein Zerfall der Markscheiden in den die GOLLschen Kerne umlagernden Nervenfasern, die mit den Kernen abschloß.

b) Eine solche der medialen Randzone beider Fasciculi cuneati bis zu deren Kernen.

c) eine sehr dichtkörnige, ganz lateral in den Fasciculi cuneati liegend, von der intensiven Degeneration beider obersten Dorsalwurzeln ausgehend, die bei der Operation gezerrt worden sein dürften; beide Felder legen sich jederseits ventro-lateral an den Kern dieses Bündels und verschwinden mit ihm.

II. Ventralstränge. a) Aus der verletzten rechten Olive ziehen feinstkörnige Schollenketten über die Raphe, durchdringen sie in horizontaler Linie, strömen durch die linke Olive und scheinen sich an deren Lateralseite anzusammeln, während ein kleiner Teil sich, darüber hinausgehend, in der Richtung nach den Seitenstrangkernen verliert. Ebensolche Fasern wenden sich von der Wundspalte nach der Lateralseite der rechten Olive, so daß beide Oliven eine Bedeckung durch geschwärzte Fasern aufweisen. Weiter cranial gruppieren sich beide, nun symmetrisch liegende Felder immer weiter ventral, bis sie lateral der Pyramide jeder Seite anliegen und mit diesen weiter wandern. In der Höhe des Corp. trapezoides werden sie von dessen Querfaserbündeln vielfach zerspalten und durchflochten. In der Höhe des Poles der caudalen Vierhügel ist eine weitere Veränderung der Querschnittsform der degenerierten Bahn eingetreten. Etwa ein Drittel der Fasern verbleibt neben der Raphe, knapp dorsal von der Ponsfaserung. Den größten Teil nimmt das Feld der lateralen Schleife ein, wandert mit dieser gegen den caudalen Vierhügel und geht in diesen ein. Der der Raphe anliegende Teil des Degenerationsfeldes zieht sich allmählich ganz medial zurück, bis er in der Höhe des Ganglion interpedunculare diesem lateral anliegt; hierauf geht er am Austritte des Ocu-

Digitized by Google

lomotorius wieder nach dorso-lateral und gesellt sich einem feinstfaserigen Bündel bei, das ventral von der cerebralen Quintusbahn seine Lage hat. Bei dem Einziehen in das Zwischenhirn wird es sehr rasch faserärmer, so daß es in der Querschnittsebene des Ganglion habenulae nicht mehr weiter nachgewiesen werden kann.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 14. Querschnitt aus dem Gebiete der caudalen Olive. Schnittverletzung der rechten Olive. Präparat wurde verkehrt photographiert. 2/1 der nat. Gr.
Fig. 15. Querschnitt aus dem Übergange der Medulla oblongata in das Rückenmark mit totaler Medianspaltung. Photogramm. 2/1 der nat. Gr.

b) Im dorsalen Haubengebiet finden wir oral von der Verletzung sehr zahlreiche große, schwarze Schollen, die rechts (Olivenverletzung) viel dichter angeordnet sind wie links. In der aufsteigenden Schnittserie strömen von dieser Gegend verhältnismäßig viele Körnchenketten nach ventro-lateral, um sich im Corpus restiforme zu sammeln. Zu ihnen gesellen sich noch Fasern, die aus dem ventralen Schnittgebiete auf dem Wege der Fibrae arcuatae ventrales kommend, nach lateral ausstrahlen. Wie schon erwähnt, werden an der Olivenverletzung Bündel getroffen, die von der Wunde (rechts) sich ventrolateral durch die rechte Pyramide zur Peripherie der Med. oblongata begeben und, dort verweilend, allmählich gegen dorsal nach dem rechten Corpus restiforme aufsteigen. Aber auch links von der Wunde sind sehr zahlreiche Faserbündel getroffen, die nach der Überschreitung der Raphe die linke Pyramide durchschlingen und einen zum entarteten Bündel der Gegenseite symmetrischen Weg einschlagen. Es handelt sich hier vermutlich um gekreuzte und ungekreuzte Zuzüge von den Oliven zum Strickkörper beider Seiten.

c) Deutlicher läßt sich die grobschollige Degeneration des dorsalsten Haubenfeldes verfolgen. Sie konzentriert sich immer mehr in dem Gebiete des dorsalen Längsbündels, aus dem sich in der Höhe des Facialisknies die degenerierten Fasern unter dem Boden des vierten Ventrikels kreuzen und, lateral verlaufend, sich den Striae medullares beimengen. Aber auch weiter dorsal führt das Längsbündel immer noch zerstreute Schollenketten, die fortwährend in lateraler Richtung abzufallen scheinen, ohne daß gesagt werden kann, wohin sie gelangen. Erst in der Höhe des Kerngebiets des Nerv. oculomotorius wird das dorsale Längsbündel ganz frei von Schollen.

Digitized by Google

Descendierend.

I. Im Hinterstrang. a) Im ganzen Querschnitt beider Hinterstränge konstatiert man eine sehr feinkörnige, diffus verteilte und wenig ausgeprägte Degeneration, die, vom vierten Cervicalsegment angefangen, rasch verschwindet.

b) Zwischen der Dorsalhornspitze und der lateralen Region des BURDACHschen Stranges eine grobkörnige und sehr dichte Degeneration, die sich im dritten Cervicalsegment etwas gegen die Markperipherie hinzieht, weniger dicht wird (s. Fig. 16, *2*) und sich im vierten Cervicalsegment allmählich verliert.

c) Eine sehr dichte paarige, aber nur sehr wenig umfangreiche Degeneration am dorsalen Commissurrande, die Septumbasis flankierend und sich bis ins dritte Cervicalsegment fortsetzend (Fig. 16, *1*).

II. Im Seitenstrange findet sich eine sehr dünn gesäte Scholleneinlagerung am lateralen Rande des Hinterhornhalses beider Seiten und in der daranschließenden Formatio reticularis. Sie ist vom vierten Cervicalsegment an nicht mehr zu eruieren.

III. Im Vorderstrange macht sich a) eine sehr intensive Degeneration beider intracommissuraler Vorderstrangsbündel und b) des medialen Teils beider Vorderstränge bemerkbar. Letztere ist sehr grobschollig, entsendet eine Menge feinster Körnchenketten ins Grau des Vorderhorns und beginnt sich im zweiten Cervicalsegment von der weißen Commissur zurückzuziehen, um sich mehr dem Rande der Fiss. med. ventr. zu nähern und im geringen Grade auch gegen den Seitenstrang hin auszudehnen. Diese Degeneration reicht bis ins Sacralmark und ist in der Intumescentia lumbalis noch als eine schüttere Schollenzone im Vorderstrange zu demonstrieren (Fig. 17, *2*).

Fig. 16.

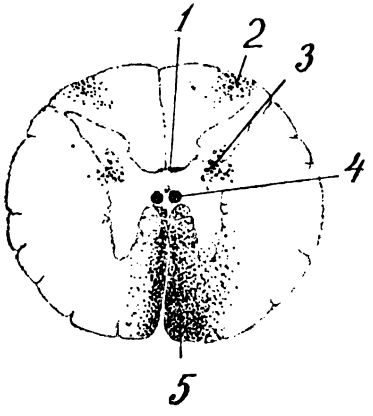


Fig. 17.

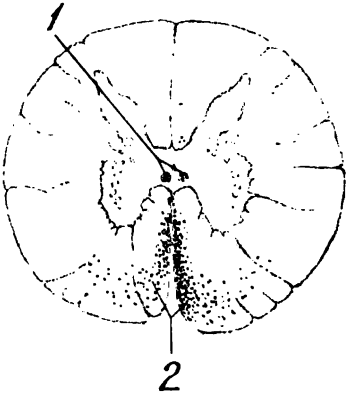


Fig. 16. Schnitt aus der Höhe des dritten Cervicalsegments. 5/1 der nat. Gr. *1* degeneriertes intracommissurales Dorsalbündel; *2* absteigende Degeneration, von der ersten dorsalen Cervicalwurzel stammend; *3* Spuren degenerierter Pyramidenfasern in der Formatio reticularis dextra; *4* intracommissurales Ventralbündel; *5* Degeneration des sulcomarginalen Vorderstranggebiets.

Fig. 17. Schnitt durch das fünfte Cervicalsegment. 5/1 der nat. Gr. *1* Spuren einer Pyramidendegeneration in dem intracommissuralen Ventralbündel; *2* Degeneration der sulcomarginalen Vorderstrangsregion.

Digitized by Google

Die Differenzierung der absteigend entarteten Bahnen ergibt sich aus ähnlichen Anhaltspunkten wie im Fall III und resultiert in ganz gleichen Ergebnissen.

So erhält die Degeneration der Hinterstränge eine gleiche Deutung wie dort. Diejenige der lateralen Keilstrangspartie ist auf eine bei der Operation erfolgte Dorsalwurzelläsion zurückzuführen. Nicht nur der unmittelbare Übergang in die total degenerierten Wurzeln, sondern auch die Position des Degenerationsfeldes, das sich in axialer Fortsetzung des ascendierenden degenerierten Wurzelfeldes befindet, sichern ihm diese Annahme. Die dichte Degeneration des kleinen Faserbelags an der Basis des Dorsalseptum darf auf den Rest der dorsalen intracommissuralen Bündel bezogen werden, die sich bei diesem Individuum an die Hinterstränge angelegt haben; sie gehört sonach zur Pyramidenbahn. Gleicher Provenienz sind die unbedeutenden Degenerationen der Formatio reticularis und des intracommissuralen Ventralbündels beider Seiten, die hier nicht durch eine Halbseitentrennung, wie im Fall VIII, sondern durch die Zerstörung der Pyramidenkreuzung verursacht wurden. Nur war hier die Degeneration des intracommissuralen Ventralbündels viel dichter und um einige Marksegmente weiter caudal zu verfolgen wie dort. Der Faserzerfall in den medianen Vorderstrangspartien wurde durch die traumatische Entartung im Stichgebiet der Med. oblongata erzeugt und ist daher nur quantitativ, nicht aber qualitativ von der analogen des Falls VIII verschieden. Zugleich ergibt die Betrachtung dieses Bündels eine weitere Bestätigung unsrer früher gemachten Voraussetzung, daß diese Fasern der Pyramidenbahn nicht angehören. Die Degeneration des sulcomarginalen Vorderstrangsgebiets war im Fall VIII mit größerer, lateraler Verbreitung der operativen Zerstörung (s. Fig. 11) und kleiner Läsion der Pyramidenkreuzung viel intensiver und massiger wie im Fall XII. Im letzteren war die begleitende Querschnittsdestruktion weit kleiner, die Zerstörung der Pyramidenkreuzung aber total; trotzdem erreichte die Vorderstrangsdegeneration einen viel geringeren Umfang wie im Fall VIII, konnte also unmöglich von der Pyramidenverletzung herkommen.

In ähnlicher Weise ergibt dieser Versuch die Ausschaltung der absteigenden Seitenstrangsdegeneration des Falls VIII. Auch sie kann in keine Beziehung zur Pyramidendegeneration gebracht werden, weil sie im Fall XII bei völliger Zerstörung der Pyramidenkreuzung fehlte. Umgekehrt aber waren im Fall XII die zur Pyra-

Digitized by Google

midendegeneration zu rechnenden Degenerationen ausgesprochener wie im Fall VIII, weil sie wegen der totalen Unterbrechung in der Kreuzung in den paarigen Bahnen mit gleicher Intensität erschienen, im Fall III dagegen zum Teil paarig mit ungleicher Intensität. Wie dort gilt auch für das letzte Experiment der Schluß, daß alle mit der Zerstörung der Pyramidenkreuzung in Zusammenhang zu bringenden Degenerationen der Pyramidenbahn der Ziege einen kurzen, spinalen Verlauf hatten und wie folgt verteilt waren: paarige, ganz zarte Bündel in der dorsalen Commissur; stärkere paarige Bündel in der ventralen weißen Commissur und verstreute Fasern in der Formatio reticularis. Die Dichte der Degenerationen war in all den genannten Organen auf beiden Seiten gleich.

Auf der Suche nach einem im BURDACHschen Strange verlaufenden Pyramidenbündel (ZIEHEN) und einem solchen im Seitenstrangsgebiet (DEXLER) hatte uns der Versuch VIII bereits gewisse Dienste geleistet. Er war mit seiner Ausbreitung der traumatischen Degeneration einer nur auf die mediale Region beschränkten Halbseitendurchschneidung gleichgekommen und hatte gelehrt, daß in den Hintersträngen mit Ausnahme der intracommissuralen Längsfasern keine, zu irgendeiner umschriebenen Querschnittsform angeordnete Degeneration einer absteigenden Bahn nachzuweisen war; also mit andern Worten, daß in den Hintersträngen der Ziege ein mit der Pyramidenbahn zusammenhängender Faserzug nicht existiert. Zur analogen Ausschließung der supponierten Pyramidenseitenstrangbahn bedurften wir aber einer Querschnittsläsion, welche die mediale Rückenmarksregion womöglich frei ließ und vorwiegend nur dies laterale Gebiet betraf. In einem sehr hohen Grade kam dieser Forderung ein Versuch einer teilweise mißlungenen Halbseitendurchtrennung nach, den wir anschließend referieren.

E. Versuch V. An einem $1^1/_2$ Jahre alten Ziegenbock wurde am 15. Dez. 1902 die Hemisektion des ersten Cervicalsegments versucht. Nach Eröffnung der Dura mater sehr starke Blutung. Aufsuchen der ersten Dorsalwurzel. Einstechen einer zweischneidigen Nadel medial und nasal von der Wurzeleintrittszone und seitliches Herausziehen des Instruments unter sägender Bewegung nach links. Naht der Muskeln und der Haut ohne Blutstillung zu versuchen.

Nach dem Erwachen aus der Narkose blickt das Tier bei erhobenem Kopf, auf der rechten Seite liegend, neugierig um sich. Es ist unfähig aufzustehen oder sich auf den Beinen zu erhalten. Hin und wieder gewahrt man ein blitzartig rasches Ausfahren beider Hinterbeine. Die linke Körperseite ist motorisch schwer gelähmt. Die Patellarreflexerregbarkeit ist links aufs höchste gesteigert, rechts unklar. Im rechten Vorder- und Hinterfuß scheinen leichte Spasmen

Digitized by Google

zu bestehen. Nach acht Tagen hat sich der Zustand schon so weit gebessert, daß sich das auf der Seite liegende Tier sehr rasch und geschickt auf die Brust aufzurichten vermag. Hierbei werden die rechten Beine sehr gut verwendet und auch die linken scheinen etwas helfend einzugreifen. Faßt man am seitlich liegenden Tiere einen der rechten Füße bei den Klauen an, so wird er sofort unter den Körper gezogen. Links wird bei diesem Versuche der Vorderfuß gar nicht bewegt, der Hinterfuß nur schwach gebeugt. Der rechte Hinterfuß setzt seiner passiven Beugung einen energischen Widerstand entgegen, der linke nicht.

Will sich das Tier aus der rechten Seitenlage auf die Brust aufrichten, so verwendet es den linken, paretischen Hinterfuß durch Geradestreckung zur Balance, führt dies aber kraftlos und ungeschickt aus; dabei wird auch der linke Vorderfuß schon etwas gestreckt, hilft aber nicht viel mit.

Legt man den Bock auf glatten Boden auf die gesunde, rechte Seite, so richtet er sich rasch und leicht auf die Brust auf, wobei das zweckmäßige Unterschieben des rechten Vorderfußes unter den Körper mit darauffolgendem Abstemmen vom Boden besonders deutlich ist. Legt man ihn dagegen auf die kranke, linke Seite, so bleibt er meist unbeweglich in dieser Position. Zuweilen wird aber ein Aufrichten auf die Brust auch von dieser Seite aus versucht und auch durchgeführt. Es werden dabei beide maximal gestreckten Hinterbeine unter starker Beugung im Kreuz gegen das Brustbein gehoben und dann heftig nach hinten abgeschnellt. In der letzten Phase dieses Aufrichtens schiebt der Bock den linken, nunmehr schon besser beweglichen Vorderfuß etwas unter den Körper und stützt ihn, bei gebeugten Gelenken lateral von seiner Schulter, gegen den Boden. Doch ist die so erreichte Brustlage nicht so ruhig und nur von kürzerer Dauer, als die von der rechten Seitenlage erreichte, weil die Schulterunterstützung nicht ausreichend ist.

Differenzen in der Hautempfindlichkeit beider Körperseiten gegen Stich und Hitze waren nicht zu konstatieren. An der linken Halsseite schien eine geringe aber durchaus nicht sicher erweisbare Abstumpfung gegen Schmerzreize zu bestehen. Sinnesnerven und Psyche waren normal.

In der zweiten Woche nach der Operation geschehen die ersten Gehversuche. Stellt man das Tier auf die Beine, so stützt es die Körperlast mit beiden Vorderbeinen und dem rechten Hinterfuß, wogegen der linke Hinterfuß stark nach rückwärts abgestreckt wird. Beim langsamen Gehen wird er ungeschickt nachgezogen und oft mit der Dorsalseite des Fessel- und Kronengelenks am Boden aufgesetzt. Zu rascherem Gange angetrieben, kniet sich das Tier sofort nieder und legt sich seitlich um. In der Nähe einer Wand sucht es diese zu erreichen und trachtet nach Möglichkeit den Körper durch Anlehnen und sein Empordrängen an der Mauer mit Hilfe der rechten Extremitäten aufrecht zu erhalten.

Bis zum 10. I. 1903 waren fast alle Störungen wieder verschwunden. Der Bock konnte gehen, laufen und versuchte, aus dem Stall gebracht, oft zu springen, wobei er jedoch leicht hinfiel. Beim Harnen hockte er sich nieder wie ein normales Tier. Nach längerem Stehen lehnte er sich gern an die Wand und entlastete die linken Beine, wie wenn er stark ermüdet gewesen wäre. Der Widerstand gegen gewaltsames Niederdrücken ist ebenso wie gegen das Umlegen auf die linke Seite wesentlich vermindert. Im Schritt und Trab ging der Bock immer im Paß. Dabei fiel auf, daß die linken Beine ungeordnet benutzt wurden, indem sie das Tier entweder zu weit oder zu wenig vorsetzte.

Digitized by Google

Sie blieben meistens etwas zurück. In rascher Gangart war das Nachschleifen so stark, daß die Zehenextension nicht genug rasch erfolgte und die Füße oft mit der Dorsalseite der Klauen am Boden aufruhten. Diese Haltung wurde aber stets sofort korrigiert.

Tod durch Entblutung am 11. I. 1903.

Die Untersuchung der MARCHI-Serie, die vom letzten Sacralsegment angefangen bis zum fünften Cervicalsegment diskontinuierlich, und von da bis zu den vorderen Vierhügeln ununterbrochen war, ergab zunächst, daß das Messer bei der Operation (s. Fig. 18) an der Grenze zwischen dem GOLLschen und dem BURDACHschen Strange links dorsal eingedrungen und ventral von der Vorderhornspitze wieder ausgetreten war. Lateral davon war der Schnitt durch den ganzen Seitenstrang schief nach caudal durchgegangen und hatte die nasalsten Bündel der linken ersten Dorsalwurzel durchtrennt.

Die traumatische Degeneration war nach medial etwas vorgedrungen, hatte aber weder die dorsalen noch die ventralen Intracommissuralbündel stärker betroffen, sondern sie nur tangiert. Außerdem saß am linken Bindearmaustritt aus dem Kleinhirn ein hanfkorngroßer Erweichungsherd, dessen Ursache nicht eruierbar war.

Sekundäre Degenerationen.

Ascendierend.

I. Hinterstränge. a) Eine sehr intensive Degeneration im ganzen Querschnitt des linken Keilstranges und der anliegenden Partie des zarten Stranges, welche beide in den zugehörigen Kernen endeten.

b) Eine sehr zerstreute Degeneration in den dorso-medialsten Winkel des rechten Keilstranges, ebensoweit nach cranial gehend.

II. Seitenstränge. a) Eine sehr dichte Degeneration in einem dreieckigen, knapp ventral an die linke spinale Trigeminuswurzel angelagertem Felde, das sich in der Höhe der caudalen Olive nach dem Corpus restiforme emporzieht und mit diesem dem Kleinhirn zustrebt. Ihr Ende kann aber daselbst nicht bestimmt werden, weil in dem Winkel zwischen dem Brachium conjunctivum und Brachium pontis die obenerwähnte kleine Erweichung sitzt, welche die Rinde des Bindearmes am Ansatze des Velum medullare zerstört hat. Die degenerierten Fasern der aufsteigenden Seitenstrangbahn mischen sich teilweise diesem Felde bei.

b) Eine grobschollige Degeneration des diesem Bündel ventral anliegenden Randgebiets der Medulla oblongata. Diese Degeneration durchströmt den Seitenstrangkern, geht aber weiter cranial darüber hinaus und zieht sich ganz allmählich aus dem ventralen Haubenfeld nach der Markperipherie zurück. Sie legt sich dann lateral an die laterale Schleife an und ist nirgends von der aufsteigenden Seitenstrangbahn zu trennen, mit der sie bis zu dem Erweichungsherd im Bindearm zieht. Wir dürfen in dieser Bahn die Fortsetzung des Tractus spino-cerebellaris ventralis oder des GOWERSschen Bündels, in der früher genannten die Kleinhirnseitenstrangbahn vermuten.

III. Vorderstränge. a) Eine Anzahl verstreuter Fasern, die sich in der Gegend der caudalen Olive im ventralen Haubenfeld verlieren.

b) Von ihnen trennen sich etwa in der Mitte der caudalen Olive zwei Schollenmassen ab, bis sie eine Querschnittsformation solider Bündel annehmen. und zwar ein feinkörniger Faserzug, der im Gebiete der lateralen Schleife bis

Digitized by Google

zum linken hinteren Vierhügel geht und nichts andres ist als ein Bestandteil dieser Bahn; ferner ein gröberer Körnchenzug, der sich ganz ventral an die Markperipherie begibt, lateral von der Schleifenbahn kopfwärts wandert, in der Höhe der nasalen Olive durch die Trapezfasern in querliegende Bündel gespalten wird und sich dann immer weiter vom Schleifenfeld entfernt. Endlich nähert er sich dem Gowersschen Bündel, von dem er nur ein abgesprengter Teil sein dürfte, und tangiert den Erweichungsherd am vorderen Kleinhirnarm, so daß über seine exakte Klassifizierung nichts ausgesagt werden kann.

c) In der rechten Hälfte der Medulla oblongata eruiert man ebenfalls eine ascendierend degenerierte Bahn, die im lateralen Schleifengebiet verläuft. Ihre Fasern strömen in den Schnitten aus der Verletzung mit größter Deutlichkeit von der Läsionsstelle des Graues der linken Hälfte des Rückenmarks nach medial, treten in dem caudalen Abschnitte der Pyramidenkreuzung auf die andre Seite über und wandern am Medialrande des rechten Vorderstranges bis an die Markperipherie. Weiter aufwärts sind sie, zu einem dichten Bündel geordnet, latero-dorsal von der rechten Olive zu erblicken, nehmen den der lateralen Schleife zukommenden Weg, den wir aus früheren Versuchen kennen gelernt haben, und verschwinden im hinteren Vierhügel. Wir haben damit aus dem Grau der linken Vordersäulenbasis und der grauen Commissur einen recht beträchtlichen, in die laterale Schleife gehenden Zug von Nervenfasern konstatiert, der weit caudal von der eigentlichen Schleifenkreuzung noch im caudalen Gebiet der Pyramidenkreuzung die Mittellinie passiert und auf die andre Seite gelangt.

Descendierend.

I. In den Hintersträngen. a) Von den durchrissenen Dorsalwurzelbündeln links eine mäßig dichte Degeneration in der lateralen Keilstrangshälfte, bis ins vierte Cervicalsegment reichend, wo sie nahe der Markperipherie allmählich verschwindet (s. Fig. 19, *1*).

b) Wenige Fasern links an der Basis des Dorsalseptums des Rückenmarks und in der grauen Commissur gelegen, die schon im vierten Cervicalsegment nicht mehr zu sehen sind. Sie repräsentieren das intracommissurale Dorsalbündel, das hier nur spurenweise degeneriert ist. Die im Fall VIII gesehene diffuse, feinstkörnige Hinterstrangsdegeneration fehlt hier.

II. Seitenstränge. a) Rechts: einzelne, grobschollig zerfallene Fasern nahe der lateralen Kante des Hinterhornhalses. Die geschwärzten Zerfallsprodukte sind so spärlich, daß ihre Zugehörigkeit zu einer umschriebenen Bahn nur vermutet werden kann (s. Fig. 20, *2*). Aber selbst im 16. Rückenmarkssegment sind sie noch zahlreicher, wie die über den sonstigen Querschnitten verteilten Pigmentschollen nicht degenerierter Areale. b) Links findet sich an der hierzu symmetrischen Stelle eine ungemein dichte, grobschollige Degeneration, deren Querschnitt sich von der lateralen Hinterhornkante mit scharfer Dorsalgrenze in horizontaler Richtung bis nahe zur Markperipherie hinzieht (s. Fig. 19, *2*). Nach ventral besteht eine starke Vermischung mit diffus verstreuten Schollen aus der Vorderseitenstrangsregion. Doch bleibt zwischen Markperipherie und Lateralgrenze des Degenerationsfeldes ein ziemlich gut markierter Streifen frei. Medial scheint sich das Degenerationsfeld in die Formatio reticularis hinein zu ziehen, so daß eine Sonderung von den dort verlaufenden und vermutlich degenerierten Pyramidenfasern nicht angeht. Im 14. Cervicalsegment zieht sich

Digitized by Google

dieses Feld mit einer stumpfen Spitze nach ventral (s. Fig. 20, *1*). Vom 22. Marksegment an bleibt es mehr gegen die dorsalste Ecke des Seitenstranges gelagert, tritt näher an die Markperipherie heran und behält diese Position unter allmählicher Erschöpfung seines Faserreichtums bis ins unterste Sacralmark (s. Fig. 21, *1*).

III. Im Vorderstrange. a) In der caudalen Fortsetzung des Stiches durch den cervicalen Vorderstrang liegt eine dichte, wenig umgrenzte, grobschollige Degeneration, die sich vom fünften Cervicalsegment ab mehr gegen die Markperipherie hinzieht und überall zahlreiche Körnchenketten in das linke Vorderhorn einstrahlen läßt (s. Fig. 20, *4*, 21, *2*). Im 14. Cervicalsegment hat sich der Querschnitt dieses Feldes ganz gegen den Rand der Fiss. med. ventralis gezogen und entsendet von hier aus seine Ausläufer nach medial, in die Tiefe der Ventralfurche, einen andern lateral, entlang der Markperipherie. Diese Lage wird bis zum Ende des Rückenmarks unverändert beibehalten; nur im Sacralmarke scheint eine geringe Verschiebung nach medial vor sich zu gehen (s. Fig. 21, *II 2*).

b) Das linke intracommissurale Ventralbündel führt aus dem Bereiche der Läsion einige wenige schwarze Schollen, die im 14. Cervicalsegment zum letzten Male gesehen werden (s. Fig. 20, *3*).

Fragen wir uns nun nach der Definierung der descendierenden sekundären Degenerationen dieses Falls und ihren eventuellen Zusammenhang mit der Pyramidenbahn, so ergibt sich folgendes:

Die gefundene Hinterstrangsdegeneration geht, wie nachgewiesen wurde, von der Zerreißung der Dorsalwurzelbündel aus. Sie bietet nur eine Wiederholung der im Fall VIII gemachten Beobachtung und ist völlig mit jener Degenerationsform gleich, die man nach VAN GEHUCHTENS (9) umfassender Darstellung beim Kaninchen nach Durchschneidung der obersten Dorsalwurzeln eintreten sieht. Die des Vorderstranges, die, wie der Fall VIII schon gezeigt hat, ebenfalls nichts mit den Pyramiden zu tun hat, verläuft im Fasciculus sulco-marginalis. Im ventralen Intracommissuralbündel, links, waren wenige zerfallene Fasern zugegen, die eventuell von der Pyramide abstammen konnten, die aber wegen ihrer bedeutenden Längenentwicklung und wegen des Umstandes, daß die traumatische Degeneration die medialste Markregion nur wenig tangierte, auch anders gedeutet werden könnten. Es dürfte sich vielleicht um das Eintreten von Fasern intersegmentärer kurzer Bahnen handeln, die hier durch die Läsion betroffen wurden, was uns vorläufig für unsern Zweck weniger interessiert, weil wir die intracommissuralen Ventralbündel ohnehin nicht in ihrer Totalität, d. h. durch das ganze Rückenmark hindurch, für die Pyramidenfasern reservieren dürfen. Letztere be-

Digitized by Google

nutzen, wie uns die Fälle reiner Decortication gezeigt haben, diese Bündel nur in ihrem nasalen Anteile.

Die Degeneration des dorsalen intracommissuralen Bündels links war klar ausgesprochen und mit der Verletzung in direktem Zusammenhang. Sie war ganz kurz verlaufend und an jener Stelle

Fig. 18.

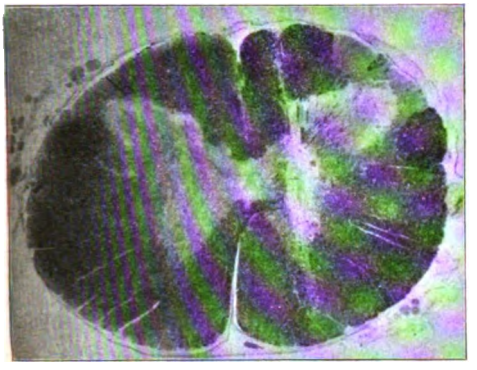


Fig. 19.

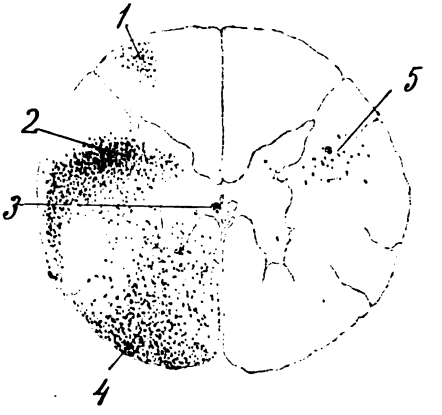


Fig. 18. Querschnitt aus dem ersten Cervicalsegment, die Lage der Schnittverletzung in der linken Rückenmarkshälfte demonstrierend. Verkehrte photogr. Aufnahme. 5/1 der nat. Gr.
Fig. 19. Querschnitt aus dem fünften Cervicalsegment. 5/1 der nat. Gr. *1* absteigende Degeneration aus einer linken Dorsalwurzel; *2* Seitenstrangsdegeneration in Verbindung mit einer der angrenzenden Formatio reticularis; *3* Degeneration im linken intracommissuralen Vorderstrangsbündel; *4* Degeneration des linken Vorderstranges; *5* des rechten Seitenstranges.

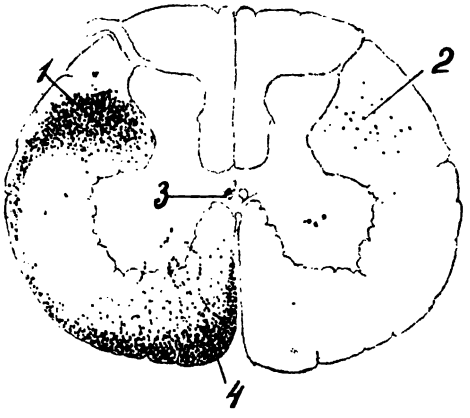
gelegen, die wir als charakteristisch für die Pyramidenbahn des Schafes kennen gelernt haben.

Die Degeneration des rechten Seitenstranges dürfte vielleicht auf eine bei der Operation erfolgte accidentelle Schädigung (Zerrung, Druck, Kompression durch Hämorrhagie) der bekanntlich besonders leicht vulnerablen Elemente jener symmetrischen Bahn bezogen werden, die auf der linken Seite so stark degeneriert war, und in der wir das Monakowsche Bündel vermuten dürfen (van Gehuchten [10]). Da wir dies nur aus Analogieschlüssen aus den Befunden vom Rückenmark der bis jetzt daraufhin untersuchten Säugetiere annehmen, wollen wir ihre engere Bestimmung vorläufig beiseite lassen und sie nur in ihren etwaigen Beziehungen zur Pyramidenbahn prüfen. Es kann dieses Bündel schon wegen seiner Mächtigkeit unmöglich aus der Pyramidenkreuzung abstammen. Gelingt es uns aber weiter zu beweisen, daß es schon cranial von der Pyramiden-

Digitized by Google

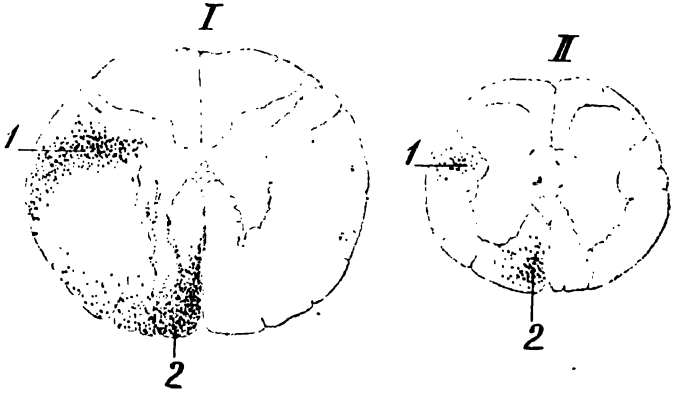
kreuzung vorhanden ist (wie im nächsten Versuch gezeigt werden soll), so erhalten wir eine absolute diesbezügliche Gewißheit, die uns zur Behauptung ermächtigt, daß es sich bestimmt um eine absteigende extrapyramidale Bahn handelt, die schon wegen ihrer Länge und Stärke als Monakowsches Bündel aufzufassen wäre. Damit wäre aber ein weiterer Beweis gegeben, daß ein zur Pyramidenbahn gehöriger Faserzug im Seitenstrange des Schafes und der Ziege nicht existiert. Analoges gilt für den Hinterstrang. Die Pyramidenfasern führenden intracommissuralen Hinterstrangsbündel scheinen sich bei manchen Individuen ganz an die centrale Hinterstrangsbasis anzulegen und gehören dann wohl auch im eigentlichen Sinne des Wortes diesen an. Bei andern Individuen verbleiben sie aber ganz in der dorsalen Commissur, und

Fig. 20.



Querschnitt aus dem 14. Rückenmarkssegment. 5/1 der nat. Gr. *1* absteigende Degeneration im linken, 2 im rechten Seitenstrange; *3* Degeneration des linken intracommissuralen Vorderstrangsbündels; *4* Degeneration der sulco-marginalen Vorderstrangsregion, ins Grau des korrespondierenden Vorderhorns einstrahlend.

Fig. 21.



I Querschnitt aus dem 22. Rückenmarkssegment; *II* aus dem oberen Sacralmark. 5/1 der nat. Gr. *1* Degeneration im linken Seitenstrange, *2* im linken sulco-marginalen Vorderstrangsareale.

Digitized by Google

außerdem handelt es sich bei diesen zarten Bündeln um die letzten, und wie es scheint nicht mehr konstanten Ausläufer der direkten cerebrospinalen motorischen Bahn, die stets im zweiten oder dritten Cervicalsegment enden. Jedenfalls kann von einer nennenswerten oder längeren, zum Pyramidenbündel gehörigen Bahn, die in den Hintersträngen verlaufen soll, nicht die Rede sein.

Kombinieren wir die Versuche VIII und V, die in ihrer Wirkung einer vollkommenen Hemisectio des obersten Halsmarks gleichkommen, so können wir behaupten: Bei der Halbseitendurchschneidung des Halsmarks der Ziege degenerieren die zur Pyramidenbahn gehörigen Fasern in dem dorsalen Intracomissuralbündel (Vers. VIII, Fig. 12, *1*) in der Formatio reticularis (Vers. VIII, Fig. 12, *4* und Vers. V, Fig. 19, *2*) und in dem intracommissuralen Vorderstrangsbündel derselben Seite (Vers. VIII, Fig. 12, *5* und Vers. V, Fig. 20, *3*). Es ist dies eine Operationsfolge, die der bei der Decortication der Großhirnhemisphäre des Schafes in allen Punkten gleicht, soweit wir von dem Verlaufe der gekreuzten Pyramidenfaseranteile absehen, die naturgemäß bei Halbseitenläsionen caudal von der Kreuzung ausfallen müssen.

Zum Nachweise, daß die im früheren Versuche beschriebene, im Seitenstrange absteigende lange Bahn, in der wir das Monakowsche Bündel vermuteten, nicht aus der Pyramide kommt, sondern viel weiter cranial ihren Ursprung hat, dient uns ein Beispiel aus der ziemlich verlustreichen Reihe unsrer Mittelhirndurchschneidungen; und zwar erweist sich für den erwähnten Zweck besonders ein Versuch passend, bei dem eine Zerstörung der lateralen Mittelhirnregion links erfolgt war und in welchem zugleich das dort verlaufende Pyramidenbündel total durchtrennt worden war.

F. Versuch XXI. Am 16. März 1904 wurde bei einem drei Wochen alten männlichen Zicklein das linke Schädeldach lateral zurückgeklappt und ein spitzes Messer mit gerader Klinge am Übergange des Occipitalpols in die Scheitelregion der linken Hemisphäre vertikal in dem Längsspalt eingeführt, bis zum Auftreffen auf die knöcherne Schädelbasis durchgestoßen und seitlich nach außen gezogen. Sofort schwere Blutung. Knochennaht, Hautnaht. Der tief comatöse Zustand verlor sich nach etwa einer Stunde. Es stellten sich in allen vier Extremitäten heftige Streckkrämpfe ein und sehr schnellschlägiger Nystagmus oscillatorius mit extremer seitlicher Abweichung beider Augen nach rechts. Der Hals wurde so stark nach dorsal überstreckt, daß die Schädeldecke auf dem Rückenfirst aufruhte. Schlucken von eingeflößter Troponmilch ging anstandslos vor sich. Hängemattenlagerung.

Am sechsten Tage begannen die allgemeinen Spasmen nachzulassen, und vom zehnten Tage ab war das Tier imstande, sich auf die Brust aufzurichten

Digitized by Google

und selbständig Futter aufzunehmen. Alle Extremitäten waren unbelastet gut beweglich, und wurden beim Aufrichten ziemlich geschickt, jedoch sehr langsam und kraftlos gebraucht. Die Körperlast vermochten sie nicht zu tragen.

Der Nystagmus verschwand allmählich, die Augendeviation blieb dagegen bis zum Tode erhalten. Außer diesem Stellungsfehler ergab die Untersuchung der Augen ganz normale Verhältnisse. Die Reflexerregbarkeit des Hautmuskels, nicht aber diejenige der Patellarsehnen, schien gesteigert. Die Hautsensibilität war in der rechten Hälfte des Hinterkörpers stark herabgesetzt. Bewußtsein in keiner Weise tangiert. Das Tier war aufmerksam und sehr lebhaft, meckerte beim Hinzutreten des Dieners oder beim Anblick von Futter, andern Ziegen usw., und senkte den Kopf gegen die drohend vorgestoßene Faust nach Art der Böcke.

Bis zu dem am 7. April erfolgten Tode (durch Halsschnitt) konnte das Zicklein nicht stehen. Es lag für gewöhnlich auf der linken Seite mit mäßig ausgestreckten Beinen und erhobenem Kopfe. In der rechten Seitenlage konnte der Kopf dagegen nur sehr wenig vom Boden abgehoben werden. Der linke Vorderfuß blieb stets spastisch gestreckt und konnte nur ganz wenig im Schultergelenk nach vorn gebracht werden. Die Sektion (s. Fig. 22) zeigte, daß der Schnitt den Hirnstamm nicht senkrecht zu seiner Grundlinie gespalten hatte, sondern daß er dorsal mitten im nasalen Vierhügel begann und ventral in der linken Brückenhälfte endete, etwa 3 mm von der Mittellinie entfernt. Das Mittelhirn war also schief gespalten. Daneben fanden sich ausgedehnte Erweichungsherde im Occipitalpol der linken Großhirnhemisphäre, im nasalen Segment der linken Kleinhirntabulationen und im Bindearm dieser Seite.

Von den uns hier interessierenden, in die Medulla oblongata oder weiter absteigenden Degenerationen langer Bahnen sind folgende näher bestimmt worden:

a) Von der medialen Grenze des Mittelhirn-Erweichungsherdes treten sowohl ganz dorsal, d. h. im Gebiete der MEYNERTschen oder fontäneartigen Haubenkreuzung als auch weiter ventral, und zwar aus dem Grau des verletzten Vierhügels wie auch aus dem Haubengebiet, ununterbrochen zahlreiche Fasern über die Raphe und sammeln sich rechts neben dieser, ventral vom dorsalen Längsbündel und dorsal von der Brückenfaserung zu einem ziemlich dichten Degenerationsfeld an, das wie eine schmale Lamelle neben der Raphe nach caudal wandert. Hierbei kommt es allmählich zu einer Sonderung in zwei Partien: die dorsale Hälfte des Degenerationsfeldes erschöpft sich sehr rasch, so daß sie in der Höhe des Facialiskerns so ziemlich verschwunden ist. Die ventrale Portion zieht dagegen immer in ihrer ursprünglichen Querschnittsposition neben der Raphe weiter, tangiert die caudale Olive, deren mediodorsalen Rand durchströmend, und wird am nasalen Ende der Pyramidenkreuzung nur durch die Schleifenschicht von der rechten Pyramide geschieden. Nachdem diese, sich zur Kreuzung begebend, die Markperipherie verlassen hat, liegt unser Bündel nunmehr ganz ventral an der Fissura med. ventralis, in der sulco-marginalen Vorderstrangsregion, wo es, sich allmählich aufsplitternd, bis ins 20. Rückenmarkssegment verfolgt werden kann. Aus dem Zusammenhang der Degeneration des Bündels mit der Mittelhirnverletzung, aus seinem Übertritt unterhalb der Vierhügelplatte auf die Gegenseite mit sicherem Ausschluß der Passage der FORELschen Kreuzung, aus seiner Lagerung, Verlaufsart und Degenerationsfolge wäre es als zur Vierhügelvorderstrangsbahn gehörig aufzufassen, als Tractus tecto-bulbaris profundus cruciatus (MÜNZER und WIENER). Ein Aufsplittern dieses Faserzuges in der Höhe des Nucleus nervi

Digitized by Google

hypoglossi, oder in der Medulla oblongata überhaupt, wie dies von PAVLOW (7), MÜNZER, THOMAS beim Kaninchen konstatiert wurde, war hier sicher ausgeschlossen; die Kontinuität der Degeneration in der lückenlosen Serie war über jeden Zweifel deutlich.

Das analoge Bündel der Gegenseite ist weit dichter mit Zerfallsschollen versehen. Seine Degeneration entstammt der Erweichung, die das Querschnittsareal dieser Bahn caudal vom roten Kern und vom Kerngebiet der Nervi oculomotorii occupiert hat. Wegen der vermehrten Anzahl der degenerierten Fasern ist dieses linke Vierhügelvorderstrangsbündel viel besser zu verfolgen wie das rechte (s. Fig. 23). Im 26. Rückenmarkssegment kann man noch bei schwacher Vergrößerung konstatieren, daß sich die zerfallenen Fasern mehr gegen den Medialrand der Fissura ventralis hinaufziehen.

Fig. 22.

Querschnitt durch die nasale Brückenregion, die Ausdehnung der Verletzung zeigend. 2/1 der nat. Gr.

b) Über den Verlauf eines Tractus tecto-bulbaris superficialis (MÜNZER-WIENER) gaben unsre Präparate wegen des großen Umfangs der Verletzung keinen sicheren Aufschluß. Es strahlten zwar einige gut differenzierbare Bündel aus der Gegend der lateralen Schleife in die Brückenkerne der Verletzungsseite descendierend ein, sie waren aber überall so von andern aus der traumatischen Degeneration kommenden Zerfallsprodukten eingeschlossen, daß eine sichere Orientierung nicht durchführbar war.

c) Ein nur von wenig MARCHI-Schollen besetzter, nichtsdestoweniger aber gut umgrenzbarer Faserzug entspringt dem Ansatze des Marksegels auf der rechten Seite. In dieser Gegend finden sich viele Pigmentschollen in ziemlich dichter Verteilung. Auch der Stamm des rechten Nerv. trochlearis ist total degeneriert; von seinem Austritt aus dem Marksegel begeben sich ziemlich zahlreiche Fasern über die Bindearmperipherie nach caudo-ventral, dort mit jenen dichten Faserzügen in Berührung tretend, die an die Medialseite des rechten Brückenarmes vom linken, verletzten Brückenarm herüberziehen. Nach der Passierung der Brücke liegt das Bündel ganz peripher in einem an den Facialisstamm angrenzenden Felde und behält diese Lage, die durch eine schwache Hervorwölbung der Medulla oblongata markiert ist, bei, bis es sich etwa in der Höhe der Olivenmitte central zu wenden scheint, und verschwindet, ohne daß es möglich wäre, seine Endigung anzugeben. Das hierzu symmetrische Bündel der Gegenseite liegt ventral dem Degenerationsfeld des MONAKOWschen Bündels so nahe an, daß es von ihm kaum getrennt werden kann.

d) Die linke spinale Acusticuswurzel ist dicht erfüllt von feinen Pigmentschollen, die sich, rasch an Zahl abnehmend, noch bis in die Schnitthöhe der Mitte des Hypoglossuskerns nachweisen lassen.

e) Der mächtigste Faserzug, der zur Degeneration gelangte, ging aus dem ventro-lateralen Winkel der Verletzung hervor. Sein Querschnitt war so dicht

Digitized by Google

mit großen schwarzen Schollen und Kugeln durchsetzt, daß man diese Bahn schon bei ganz schwacher Lupenvergrößerung aufs deutlichste lokalisieren konnte.

Mit schärferer Isolierung tritt das Bündel, dessen bedeutende Größe in einem markanten Gegensatze zu den rudimentären Pyramiden steht, zuerst medial vom Stamme des total degenerierten Nervus vestibularis links auf. Hierauf senkt es sich ventral gegen die linke nasale Olive, wird von dem austretenden Facialisstamm durchzogen, umhüllt in seinem weiteren descendierenden Verlaufe den Facialiskern ventral, rückt ganz an die Markperipherie, lateral an die spinale Trigeminuswurzel stoßend, und strahlt in dieser Position dorsal vom Seitenstrangkerne ins Rückenmark ein, wo es als dichtes und starkes Bündel im linken Seitenstrang sehr weit verfolgt werden kann. Sogar im 31. Rückenmarkssegment sind seine Spuren noch an der bezeichneten Stelle nachweisbar.

Wenn es uns infolge der Größe der Verletzung auch nicht möglich war, den Ausgangspunkt dieser Bahn aufzudecken, so müssen wir sie wohl nach ihrer Größe, Längenausdehnung, Lage, Degenerationsfolge und dem Schollen-

Fig. 23 *I.* Fig. 23 *II.*

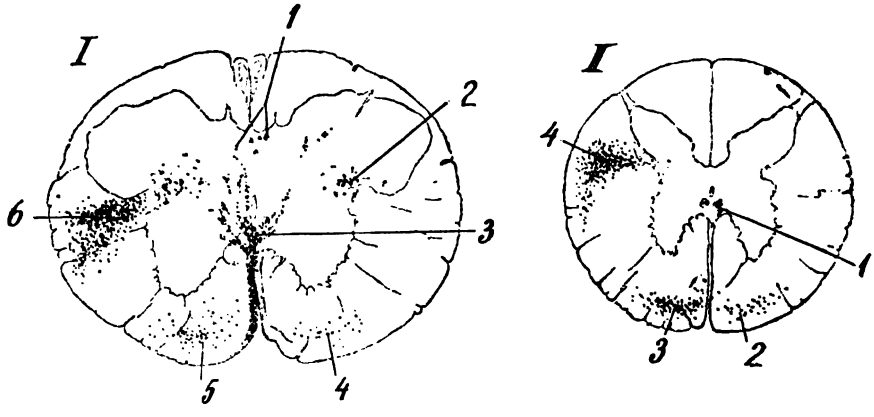


Fig. 23 *I.* Querschnitt durch das caudale Ende der Pyramidenkreuzung. 5/1 der nat. Gr. *1* dorsale Intracommissuralbündel; *2* Formatio ret. dext. mit Fasern aus der linken Pyramide; *3* Decussatio pyram.; *4* degenerierte Fasern aus dem Fasciculus tecto-spinalis, gekreuzt; *5* Fasern derselben Provenienz, ungekreuzt; *6* Fasciculus intermedio-lateralis.

Fig. 23 *II.* Querschnitt durch das dritte Cervicalsegment. 5/1 der nat. Gr. *1* Degenerationsfasern im ventralen Intracommissuralbündel, gekreuzt; *2* Fasern aus dem Fasc. tecto-spinalis, gekreuzt; *3* Fasern derselben Provenienz, ungekreuzt; *4* Fasciculus intermedio-lateralis.

kaliber als Fasciculus intermedio-lateralis oder Monakowsches Bündel, die rubro-spinale Bahn von Pavlow, anerkennen. Jedenfalls hat der Versuch bewiesen, daß diese Bahn mit der der Pyramiden keinen Zusammenhang besitzt.

f) Die Fasern der linken Pyramide nehmen einen Verlauf, der sich von dem beim Schafe beschriebenen (Versuch IV, VI) durch nichts unterscheidet. Eine gewisse Differenz ergibt sich nur durch den Grad des Markzerfalls. Unser letztes

Digitized by Google

Versuchstier hatte nur 20 Tage nach der Operation gelebt, in welcher Zeit die Schollenbildung der Pyramide gegenüber derjenigen des MONAKOWschen Bündels ganz bedeutend zurückgeblieben war. Der Querschnitt der entarteten Pyramide ist von so feinen Körnchen bedeckt, daß zum Nachweis der Degeneration Ocular IV, REICHERT, notwendig ist. Wir sehen in unserm Beispiel die bekannte Variation in der Schnelligkeit des Faserzerfalls der verschiedenen Bahnen ganz besonders deutlich ausgeprägt. Trotzdem ist die krankhafte Veränderung dieses Bündels doch so markant, daß sein Verlauf ohne Schwierigkeit erhoben werden kann. Aus den nasalen Abschnitten der Kreuzung steigen feinste Körnchenketten nach dorsal, büschelförmig auseinanderfahrend (s. Fig. 23 *I*), auf und sammeln sich zum Teil in mehreren Bündelchen der dorsalen Commissur. Diese verschwinden schon im zweiten Cervicalsegment, ohne sich an die Hinterhornbasis angelegt zu haben. Von der Mitte der Pyramidenkreuzung angefangen, biegen die degenerierten Fasern immer mehr und mehr nach rechts und links seitlich ab und strömen in zarten Verbänden in die Formatio reticularis beider Seiten. Welches der beiden Areale hierbei stärker beschickt wird, ist nicht zu sagen, weil links die medialen Randfasern des Fasciculus intermedio-lateralis ebenfalls die Formatio reticularis zu occupieren scheinen. In der rechten Formatio reticularis verschwinden die degenerierten Fasern im dritten Cervicalsegment. Endlich sind noch die in die ventralen Intracommissuralbündel gelangenden Fasern zu notieren, die rechts dichter liegen wie links (s. Fig. 23 *II*), aber auch dort schon im vierten Cervicalsegment bis auf die letzten Reste verschwunden sind.

Nachdem sonach auch im Versuch XXI die Isolierung der descendierenden Seitenstrangbahn von dem direkten Cerebrospinalbündel mit Sicherheit dargetan werden konnte, resultiert die Schlußfolgerung, daß die einseitige Pyramidenverletzung im oberen Halsmark oder im Hirnstamme der Ziege gleichartige Degenerationen setzt, wie wir sie nach einseitiger Decortication beim Schafe konstatiert haben: Die Pyramidenbahn beider Tierspecies hat eine völlig übereinstimmende Verlaufsweise. Die ins Rückenmark gelangenden Pyramidenfasern sind nach Zahl und Länge unbedeutend. Soweit die Osmiumimprägnation hierüber Aufschluß zu geben vermag, enden sie alle im Bereiche der obersten vier Segmente des Halsmarks. Es findet hierbei eine Aufsplitterung der Bahn in dreifacher Richtung statt: a) der kleinste Teil der Fasern verliert sich in zarten Längsbündelchen der dorsalen Commissur, die sich mit ihren Enden öfters an die Basis der Hinterstränge anlegen. b) Ein stärkerer Anteil strömt in die Formatio reticularis beider Seiten, sich rasch aufsplitternd. c) Der größte Teil verläuft in einem paarigen Längsbündel des Vorderstranges, das durch die in der weißen Commissur vor sich gehende Faserkreuzung von dem übrigen Vorderstrangsgebiet abgetrennt wird und deshalb als intracommissurales Vorderstrangsbündel zu bezeichnen ist.

Digitized by Google

Eine nähere räumliche Beziehung zwischen den Pyramidenfasern und den Ganglienzellen des Rückenmarks bzw. der Medulla oblongata hat sich nur im Hypoglossuskern des Falls VI mit einer gewissen Deutlichkeit ablesen lassen, womit eine Bestätigung der Befunde von PROBST bei der Katze gegeben wäre. Ebenso wie in den Beobachtungen von ROTHMANN (12, 13) am Affen, ist es auch bei unsern Schafen und Ziegen nicht möglich gewesen, über die letzten Endigungen der degenerierten Pyramidenfasern optisch einen Aufschluß zu erhalten. Ganz im Gegensatz zu den Collateralen aus dem sulco-marginalen System, die in schönen und dichten Schollenketten an und zwischen die Ganglienzellen der Vorderhörner hinzogen, war ein analoges Verhalten der Pyramidenfasern nirgends nachzuweisen. Ihr Weg war dorsal und lateral von der Kreuzung durch zarte, schwarze Schollen- und Körnchenketten markiert, die immer feiner wurden, bis sie endlich aus dem Gesichtsfeld verschwanden.

Die Versorgung der oben bezeichneten Endgebiete mit Pyramidenfasern geschieht bei Schafen und Ziegen gekreuzt und ungekreuzt. Dabei überwiegt die Menge der gekreuzten Fasern die der nicht gekreuzten, sowohl in der Formatio reticularis wie auch in den ventralen Intracommissuralbündeln; über die dorsalen Intracommissuralbündel ist nach dieser Hinsicht keine Entscheidung möglich, weil es sich dabei um die kleinsten und letzten Ramifikationen der Pyramidenbahn handelt. Die Benennung der bezeichneten Bahnen nach ihrem Gehalte an Pyramidenfasern ist nicht angängig. Das ventrale Intracommissuralbündel reicht bei den Oviden bis ins Sacralmark, dient also nur in seinem kleinsten Teil dem Trajekt der Pyramidenfasern. Auch die Formatio reticularis führt neben zahlreichen andern Fasern so wenige Pyramidenfasern, daß sie ihr nicht als ein Charakteristikum zuerkannt werden können. Die dorsalen Intracommissuralbündel dürften noch am meisten qualitativ einheitlich sein. Doch handelt es sich bei ihnen nur um Rudimente, deren morphologische Stellung noch näher zu erforschen sein wird, ehe ihre engere Definition möglich ist.

Digitized by Google

Literaturverzeichnis.

1) Ziehen, Die Pyramidenkreuzung des Schafes. Anatom. Anzeiger. 1900. S. 237.
2) Dexler, Der feinere Bau des Centralnervensystems des Pferdes. Archiv für wiss. Thierheilkunde. 1898. S. 375.
3) —— Ein neuer Operationstisch. Zeitschrift für Tiermedizin. 1904. S. 350.
4) —— Ein neuer Kopfhalter für Schafe und Ziegen. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1904. S. 410.
5) Schellenberg, Großhirnmark der Ungulaten. Inaug.-Dissert. Zürich 1900.
6) Pavlow, Le Faisceau longitudinal prédorsal. Nevraxe 1900. pag. 60.
7) Münzer und Wiener, Zwischen- und Mittelhirn des Kaninchens. Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie. Bd. XII.
8) Pavlow, Faisceau rubro-spinal. Nevraxe 1900. pag. 551.
9) van Gehuchten, Les deux premiers nerfs cervicaux. Nevraxe 1901. pag. 230.
10) —— Les voies ascendentes, de la moelle ep. Nevraxe 1901. pag. 186.
11) Bechterew, Die Pyramidenbahnen beim Menschen und den Tieren. Neurol. Centralblatt. 1890. S. 738.
12) Rothmann, Über die Endigungen der Pyramidenbahnen im Rückenmark. Verhandlungen der physiol. Gesellschaft in Berlin. Nr. 16, 17. Ex. 1902—1903.
13) —— Über die Pyramidenkreuzung. Archiv für Psychiatrie. Bd. XXXIII. Heft 1.

Digitized by Google

The Cranial Nerves of Varanus bivittatus.

By

Grace B. Watkinson.

With plates XI—XIII.

Introduction.

The subject of the cranial nerves of reptiles, although very important in connection with the study of the phylogenetic development of the nervous system of higher forms, has been much neglected by investigators. The one work which makes any attempt at a complete survey of the subject is that of FISCHER '52, which, while it covers the field broadly, as regards the number and variety of forms studied, is for the same reason not thorough in its investigation of individual forms, and in many instances is very incomplete. The drawings are diagrammatic and do not show the relation of the nerves to other parts of the body; for instance, the distribution of vagus in the trunk region is not described at all; and there are other important deficiencies. However, this work, though of so early a date, is still used as the main authority on the subject of the reptilian cranial nerves. This is shown, at least up to 14 years ago, in BRONN's »Klassen und Ordnungen des Thierreichs« where, in the volume on reptiles (by C. K. HOFFMANN '90) the section on cranial nerves is mainly based on FISCHER's work. And I can find nothing of importance on this special subject since.

A few other works treating of special nerves, or groups of nerves, have been published, among which is to be mentioned the work of BENDZ '43. In this there is a series of drawings showing the distribution of vagus in the trunk region as well as the relations of the other posterior cranial nerves with their respective parts. The drawings, however, are small and, like the text, are incomplete

Digitized by Google

so that one can gather from them only a general idea of the relations of these nerves to one another.

The paper of WEBER '77, includes an excellent study of the nerve supply of the optic muscles, the eyelids, and the glands which lie in the orbital region, in certain reptiles. And in the region to which the author limits himself I can add nothing more than a second branch of nerve ciliaris.

VAN BEMMELEN '87 made certain studies of the glossopharyngeus, vagus, accessorious and hypoglossus and of the innervation of the cervical muscles in the various orders of reptiles. These studies of the nerves are, however, very brief.

RUGE '96 describes the distribution of ramus hyo-mandibularis VII in *Varanus bivittatus*.

GAUPP '88 describes the innervation of the nasal and buccal glands of *Lacertilia*. This study treates the cranial nerves only in the region involved.

The subject of the cranial nerves of birds has been as much neglected as that of reptiles, up to two years ago when there has appeared the article by Frl. CORDS ('04) on this subject. This work gives an interesting basis for comparison between the nearly related groups of birds and reptiles.

It will be seen from this account of the present literature on the subject that there is here a large field for investigation and as an attempt to assist in supplying a marked deficiency in our knowledge, this paper is offered.

The work was begun during the year 1903—4 at Freiburg in Baden, under the kind advice of Herr Geheimrat WIEDERSHEIM and Herr Professor GAUPP, and finished the next year in America.

The work is entirely anatomical and macroscopical and no attempt, therefore, can be made to discuss the finer questions of cell structure, and ganglionic centres. Swellings occurring where ganglia are generally found in higher forms are here mentioned under the names given them by FISCHER. FISCHER's classification is also followed in the main. The material used consisted of six alcoholic specimens, kindly furnished by the Anatomical Institute of Freiburg. In some cases it was necessary to decalcify these specimens in a 20% solution of nitric acid in order to make it possible to cut away the bone where the nerves passed through it.

The names of the separate cranial nerves and, to some degree,

Digitized by Google

the interrelationship of their branches, is expressed in the following outline.

I. Olfactorius.
II. Opticus.
III. Oculomotorius.
  1) Ramus superior.
  2) Ramus inferior,
    a) Ramus ciliaris,
    b) Ramus to musc. rectus inferior,
    c) Ramus to musc. rectus medialis,
    d) Ramus to musc. obliquus inferior.
IV. Trochlearis (Patheticus).
V. Trigeminus.
  1) Ramus ophthalmicus,
    A. Ramus frontalis,
      a) Ramus ciliaris.
    B. Ramus nasalis,
      b) Ramus communicans cum ramo palatino VII,
      c) Ramus lateralis nasi,
      d) Ramus medialis nasi,
      e) Ramus premaxillaris superior,
      f) Ramus premaxillaris inferior.
  2) Ramus maxillaris (superior),
    A. Portio infra-orbitalis,
      a) Rami temporales,
      b) Ramus lacrymalis,
      c) Ramus recurrens ad VII,
      d) Ramis com. cum. r. palatino VII.
    B. Portio alveolaris superior,
      e) Rami ad glandulas labiales superiores,
      f) Ramus ad glandulam palatinam lateralem,
      g) Rami dentales.
  3) Ramus mandibularis,
    A. Rami musculares laterales,
      a) Ramus ad m. levatorem anguli oris,
      b) Ramus ad m. capiti-mandibularem,
      c) Ramus ad mm. pterygoideum et pterygo-mand.
    B. Portio alveolaris inferior,
      a) Ramus recurrens cutaneus,
      b) Ramus cutaneus externus,

Digitized by Google

c) Ramus ad musculum mylohyoideum,
d) Ramus muscularis et glandularis,
e) Ramus lingualis,
f) Rami ad gland. labiales inferiores,
g) Rami dentales.

VI. Abducens.
1) Ramus ad m. retractorem oculi,
2) Ramus ad m. bursalem,
3) Ramus ad m. rectum lateralem.

VII. Facialis.
1) Ramus palatinus,
a) Ramus communicans int. cum IX,
b) Ramus com. cum ganglion V,
c) Rami com. cum V. 2,
d) Rami palatini et glandulares,
e) Ramus com. cum V. 1.
2) Ramus hyomandibularis,
a) Ramus recurrens V 2 ad VII,
b) Chorda tympani,
c) Ramus com. ext. cum IX,
d) Rami digastrici,
e) Rami ad m. constrictorem colli,
[f) Ramus hyoideus].

VIII. Acusticus.
A. Ramus anterior,
B. Ramus posterior.

IX. Glossopharyngeus.
A. Rami communicantes,
a) Ramus com. int. VII. cum IX,
b) Ramus com. ext. VII. cum IX,
c) Ramus com. X. cum IX.
B. Ramus sympathicus.
C. Ramus pharyngo-laryngeus (descendens),
a) Ramus pharyngeus,
b) Rami musculares,
c) Ramus laryngeus,
[d) Ramus lingualis].

X. Vagus.
a) Ramus externus,
b) Ramus com. ant. cum IX,

Digitized by Google

c) Ramus com. post. cum IX,
d) Ramus recurrens laryngeus,
e) Ramus laryngo-pharyngeus,
f) Ramus com. post. cum nervo sympathico,
g) Rami cardiaci,
h) Rami pulmonales,
i) Rami gastrici.

XI. Accessorius Willisii.

XII. Hypoglossus.

A. Rami musculares,
a) Ramus ad m. geniohyoideum,
b) Ramus ad m. hyo-maxillarem.

B. Rami linguales,
a) Ramus lingualis posterior,
b) Ramus lingualis anterior.

I. Nervus olfactorius, the largest of the cranial nerves, arises from the olfactory lobe which lies in a cavity almost entirely walled in by the frontal bone, dorsal and medial to the bulbus oculi and dorsal to the interorbital septum. The nerve emerges from the anterior end of this cavity, and passes dorsally over the origin of musc. obliquus superior. It runs directly forward in the dorsal region of the nasal cavity, resting laterally, against the surface of the cartilaginous septum narium. It consists of a bundle of separate nerves which run parallel, like a single large nerve, as far forward as the olfactory organ, where the fibres spread apart and supply the olfactory mucose membrane.

II. Nervus opticus is the next in size to olfactorius and arises from the floor of the mid-brain at its anterior border, ventral to the crura cerebri. After the formation of the optic chiasma, each lateral nerve emerges from the brain cavity through a special opening in the chondrocranium close to the postero-dorsal limit of the interorbital septum. Each nerve takes a lateral and anterior direction and crossing dorsally to musc. bursalis and laterally to musc. retractor bulbi enters the medial surface of the bulbus oculi a little above and behind the geometrical polar axis.

III. Nervus oculomotorius arises as a single nerve, from the crura cerebri, close to the mid-ventral line. It runs antero-laterally for a short distance within the membranous skull wall, through which it emerges, by a special opening, situated posterior to the orbit, at a point dorsal to the origin of musc. bursalis.

Digitized by Google

1. Ramus superior is a strong branch which arises from the main stem before the latter has fully emerged from the brain cavity. It turns dorsally, crosses the dorsal surface of musc. bursalis, and enters musc. rectus superior in its posterior border at a point not far from its origin.

2. Ramus inferior consists of the remainder of the nerve. It is distributed as follows:

a) Ramus ciliaris, also a strong branch, is the first to separate from ramus inferior and arises just beyond the separation of the two main rami. Turning immediately in a dorsal direction it lies between musc. bursalis, ventrally, and musc. rectus superior, dorsally, at which point it forms a spindle-shaped swelling (the ciliary ganglion) which is entered on its external border by a branch of smaller size from ramus ophthalmicus V, which nerve lies dorsal to nervus oculomotorius in this region. From the ciliary ganglion, two nerves arise, one very strong, the other very fine and hard to discover. These ciliary nerves run anterior a short distance and enter the bulbus oculi, near one another at a point not far posterior and ventral to the entrance of Nervus opticus. The main stem of 2) then bends ventrally and gives off b & c.

b) Ramus to musc. rectus inferior separates from ramus inferior at the point where the latter, coming from under musc. bursalis, crosses ventrally musc. rectus inferior, near its point of origin from the interorbital septum. As the nerve passes over the ventral surface of the latter muscle, rami are given off in the form of five or six fine branches and following the ventral surface of the muscle laterally for a short distance, they become distributed among its fibres.

c) Ramus to musc. rectus medialis. As soon as the remaining part of ramus inferior has crossed the surface of musc. rectus inferior it divides into two branches of about equal size. One of these turns medially where it comes at once into contact with the interorbital septum and makes a sharp turn dorsally, lying close to the septum until it reaches the median surface of musc. rectus medialis where it breaks up into fine branches which are distributed to the fibres of this muscle. Ramus inferior terminates in:

d) Ramus to musc. obliquus inferior, which runs from the point of division directly anterior, near the interorbital septum, over the ventral surface of the Harderian gland, covered only by the membranous roof of the mouth, to the place where musc. obliquus inferior crosses the ventral surface of the gland. Here the nerve enters

Digitized by Google

this muscle near its origin on the interorbital septum and breaks up into radiating branches among the muscle fibres.

IV. Nervus trochlearis arises from a single root on the dorsal surface of the mid-brain in its posterior region. From its point of origin it turns immediately lateral and, lying close to the surface of the mid-brain, bends ventrally and anteriorally in a half circle until it reaches a point on the ventral surface of the brain, somewhat posterior and lateral to the point of origin of nervus opticus. Slightly dorsal and posterior to the opening for the latter nerve, nervus trochlearis pierces the membranous wall of the brain cavity. Continuing its course directly anterior, it passes between the membrane wall of the brain cavity on its inner surface, and musc. rectus superior on its outer surface, and reaches musc. obliquus superior, where it divides into a large number of fine branches before entering the posterior border of this muscle about equi-distant from its origin and insertion. Its course in the orbit is dorsal and parallel to ramus ophthalmicus of V., but whereas IV. passes external to musc. rectus superior, ramus ophthalmicus V. passes median to it.

VI[1]. Nervus abducens arises as a single nerve from the ventral surface of the medulla oblongata near the middle line and somewhat posterior to the point of origin of nervus trigeminus. The nerve remains for a short distance within the brain cavity, taking an anterior direction, and then emerges through a special foramen in the basi-sphenoid bone, dorsal to the basi-pterygoid process. Upon emerging from the foramen, the nerve pierces musc. retractor oculi, close to its origin, and breaks up into several branches which are distributed as follows:

1. Ramus ad musculum retractorem oculi is a fine branch which breaks up among the fibres of musc. retractor oculi. From the point where this branch arises, a larger, but also fine nerve,

2. Ramus ad musculum bursalem is given off to musc. bursalis, which lies immediately ventral to musc. retractor oculi at this point. The remaining portion of nervus abducens,

3. Ramus ad musculum rectum lateralem pierces musc. bursalis and splits into a number of fine fibres, one of which is considerably larger than the others. These all run parallel, close together, like a single nerve, over the ventral surface of musc. bursalis, to the

[1] VI. is described before V. to group the optic muscle nerves according to their interrelations.

Digitized by Google

posterior border of musc. rectus lateralis, where they enter the muscle about mid-way of its length.

V. Nervus trigeminus arises as a double stem from the mid-lateral line of the medulla oblongata in its anterior region. It emerges from the brain cavity immediately, through a special opening, the foramen prooticum (GAUPP), between the prootic bone and the membranous portion of the wall of the brain cavity, at a point just posterior to the union of the dorsal end of the columella with the prootic bone. Before it has fully emerged from its opening the nerve enlarges into a double ganglion, the »ganglion Gasserii«, of which the dorsal and lateral portion is larger than the median and ventral portion.

From the larger portion (portio major) two main branches arise, ramus maxillaris superior and ramus mandibularis. The smaller ganglion (portio minor) gives rise to ramus ophthalmicus. Besides these three main branches a much finer branch arises from the larger of these ganglionic enlargements, close to the root of nervus mandibularis and slightly anterior and ventral to it. It innervates musc. depressor palpebrae inferioris and, although much finer than the other three, is note-worthy because of the fact of the close connection which this branch brings about, by means of a fine connective fibre, between trigeminus and ramus palatinus VII. FISCHER describes this nerve, p. 119, but does not mention any connection with ramus palatinus, nor can I find mention of it anywhere.)

1. Ramus ophthalmicus is the smallest of the three main branches of nervus trigeminus. It arises from the anterior end of the smaller median portion of the Gasserian ganglion and takes its course anterior close to the membranous wall of the brain cavity, medial to the columella, and covered from the outer side by the thick mass of the temporal muscles. When the nerve enters the orbit, it lies median to the bulbus oculi and dorsal to the origins of mm. rectus superior and obliquus superior. In the orbital region nervus ophthalmicus lies ventral and parallel to nervus trochlearis. Following the curve of the orbit it approaches the interorbital septum dorsal to the origin of m. obliquus inferior and from this point follows the septum narium directly anterior, dorsal to nervus olfactorius, to the anterior end of nasal region. The main branches given off in this course are as follows:

A. Ramus frontalis arises dorsally, almost immediately after the

Digitized by Google

nerve emerges from its ganglion. It passes under the tendonous origin of musc. depressor palpebrae inferioris on the chondrocranium, into the dorsal optic region, and ends here in a number of fine branches which spread to innervate the skin in the region in front of the eye.

a) Ramus ciliaris arises from ventral side of the nerve near the origin of A. and passing dorsal to musc. bursalis, enters the side of the ciliary ganglion formed by ramus ciliaris nervi oculomotorii. From this point onward, the nerve takes the name of —

B. Ramus nasalis, from which no further branches are discoverable until the posterior extremity of the septum narium is reached. Here we find —

b) Ramus communicans cum ramo palatino VII. running across the posterior extremity of the internal nares and composed of at least two distinct fibre bundles which form a connection with ramus palatinus VII.

c) Ramus lateralis nasi is given off shortly anterior to (b.) and is slightly smaller in size than ramus medialis nasi. It passes dorsally over the cartilaginous capsule of the nose immediately beneath the outer skin, and ends in several branches which diverge from the point of origin as they spread to innervate the region of the anterior nares and the olfactory capsule itself.

d) Ramus medialis nasi comprises the remainder of ramus nasalis. It enters the nasal cavity and runs close to the septum narium in the dorsal part of the nasal region, closely parallel with and dorsal to nervus olfactorius, to the region of the premaxillary bone, where it divides into the two terminal branches, as follows:

e) Ramus premaxillaris superior, the more dorsal, and

f) Ramus premaxillaris inferior, the more ventral branch.

These spread in a number of fine fibres to innervate the skin at the tip of the nose.

2. Ramus maxillaris, the second main branch of nervus trigeminus, arises from the portio major of the Gasserian ganglion (semi-lunare, FISCHER) and runs directly anterior between mm. pterygoideus on the median surface, and capiti-mandibularis on the lateral surface, to the orbit where it meets the arteria temporo-muscularis (BOJANUS) and bending with it ventrally, makes the circuit of the external surface of the bulbus, medial to musc. depressor palpebrae inferioris, as »nervus infraorbitalis«, and enters, as nervus »alveolaris

Digitized by Google

superior«, the alveolar canal in the maxillary bone. On this course a great number of branches are given off which may be described as follows:

a) Rami temporales. As soon as the nerve emerges from the ganglion, and while it is between the thick masses of mm. pterygoideus and capiti-mandibularis, two branches are given off dorsally, close together, and of about equal size. The first of these runs diagonally dorsally and ends in several branches which pierce musc. capiti-mandibularis and innervate the skin in the region of the temple. Other branches from this connect with the finer branches from (2) in the region of the lacrymal gland.

b) Ramus lacrymalis. This branch divides almost immediately into two parts which take the same general course as the main nerve to the posterior orbital region. The more dorsal part, beside sending connecting branches to the main stem (2) innervate the lacrymal gland and upper eyelid. A fine branch also extends into the region of the lacrymal bone. The branches of this portion join with those of the ventral part in a plexus in the region of the lacrymal gland, but the main stem of the ventral portion is larger and runs forward into the lower lid region, near the Harderian gland, and breaks up into a divergent group of fibres, and probably sends branches into the gland, though these were not discoverable.

c) Ramus recurrens ad nervum facialem arises from the plexus formed by (1) and (2) and is an exceedingly fine nerve fibre which runs (as described by FISCHER for *Varanus Bengalensis*) with the arteria temporo-muscularis posteriorally under the quadrato-jugal arch to the dorsal end of the quadrate bone where it bends inward and downward, still close to the artery, and joins the posterior stem of nervus facialis, close anterior to the origin of the chorda tympani.

d) Rami communicantes cum ramo palatino VII. occur where nervus infraorbitalis nears nervus palatinus in the ventral optic region. Of these two main connecting branches, the one which occurs in the posterior orbital region, called by FISCHER »ram. com. posterior c. ram. palatino«, is the largest connecting branch and although described by FISCHER as a simple branch between the two nerves, is in this case plainly made up of several finer elements. These spread out near nervus palatinus and a swelling occurs from which many fine fibres radiate and connect with other fibres of similar size from nervus infraorbitalis to form a plexus ventral to the bulbus opticus. The other main connecting branch, »ram. com. ant. c. ram.

Digitized by Google

palatino« (FISCHER) runs from nervus palatinus anterior to join with maxillaris just before the latter enters the alveolar canal.

Before nervus maxillaris enters the alveolar canal two more branches are given off, one to the glands on the outer edge of the upper lip, and the other to the glands on the external border of the internal nares.

e) Rami ad glandulas labiales superiores. Besides the larger branch given from n. alveolaris before it enters its alveolar canal, numerous finer branches pass through special openings in the bone to the large glands which border the upper lip and to the skin of the lip.

f) Ramus ad glandulam palatinam lateralem. It is given off medially, before nervus maxillaris enters the alveolar canal, and innervates the lateral glands of the palatal region, extending anteriorally as far as the opening of the external nares. The main stem of maxillaris then passes through the alveolar canal to the anterior extremity of the maxillary bone, sending off at intervals through special openings in the bone, fine branches.

g) Rami dentales to the teeth.

3. Ramus mandibularis, the third and largest of the trigeminus branches, arises from the posterior ventral portion of the Gasserian ganglion (semi-lunare) and turns at first directly ventral then bends in an anterior direction over the lateral surface of musculus pterygo-sphenoidalis, covered externally by the thick mass of m. capiti-mandibularis. Passing external to os pterygoideum, the nerve takes a sharp turn anteriorally and enters as »portio alveolaris inferior«, the alveolar canal in os dentale of the mandible, and continues its way through the canal to the anterior tip of the mandible. Its branches are the following:

A. Rami musculares laterales are given off in several directions as the nerve passes between the thick masses of the temporal muscles, on its way to the alveolar canal.

These are as follows:

a) Ramus ad musculum levatorem anguli oris runs anterior through the portion of m. capiti-mandibularis which serves as musc. levator anguli oris. Fine branches are sent into the muscle and the terminal branches innervate the skin in the corner of the mouth.

b) Ramus ad musculum capiti-mandibularem is a large branch given off posteriorally near (a). It divides very soon into two main parts, one for the anterior and external portion and one for the

Digitized by Google

posterior and internal portion of the muscle. Each of these branches in turn divides into a large number of finer branches which penetrate the whole body of the muscle.

c) Ramus ad mm. pterygoideum et pterygomandibularem arises from the ventral surface of the main stem of mandibularis a short distance distally to (b) and comprises two strong branches. One of these crosses medially under the main stem of mandibularis and runs diagonally posterior and ventral to os pterygoideum, where it enters musc. pterygo-mandibularis and spreads with two main divisions, anterior and posterior, and many finer ones, into the mass of this thick and heavy muscle. The other division of ramus (c) runs directly anteriorally and divides into fine branches in muscle pterygoideus.

B. Portio alveolaris inferior. As the general course of this nerve has been discussed above, the enumeration of the branches will be sufficient. They are as follows:

a) Ramus recurrens cutaneous is the largest branch of this group. It arises from the posterior surface of nervus mandibularis, just before the latter passes over os pterygoideum. Taking a postero-ventral course branch (a) enters very soon a special canal in the os supra-angulare and emerges posteriorally a short distance further, from its external surface and divides into an anterior and a posterior division to innervate with groups of fine fibres the skin covering m. pterygo-mandibularis.

b) Ramus cutaneous externus is given off from portio alveolaris immediately after the latter enters the alveolar canal. The branch runs anterior and dorsal through a special canal in os supra-angulare, and emerges from the external surface of this bone ventral to the coronoid process. It innervates the outer skin in this region through several fine branches.

As the portio alveolaris inferior passes through its canal in the os dentale, it is joined by the chorda tympani VII., which comes from the posterior direction, through a special canal in the os articulare. After this union two branches are given off through special canals in the inner surface of the mandible:

c) Ramus ad musculum mylohyoideum comprising a bundle of fine fibres, and —

d) Ramus muscularis et glandularis, a fine branch which sends a number of fibres to musc. genioglossus in the anterior region of the jaw close under the outer skin and to the glands under tongue.

Digitized by Google

e) Ramus lingualis arises from mandibularis and after accompanying the latter for a short distance in the alveolar canal it emerges through its own opening close anterior to the origin of m. mylohyoideus. Its course is towards the median line and passing ventrally over the tip of the large glandula sublingualis it pierces the anterior portion of the muscular sheath of the tongue and enters the tongue itself, forming as it does so, a sling with the anterior tongue branch of nervus hypoglossus. Ramus lingualis also sends off near its exit from the canal a branch anteriorally which innervates glandula sublingualis and one posteriorally which innervates m. mylo-hyoideus.

f) Rami ad glandulas labiales inferiores are a series of nerves given off from portio alveolaris inferior externally, through special openings in the mandible, to the glands which border the under lip and to the skin of lip. They are five in number and from each one fibres spread, fanlike, so that the whole border of the under-lip is supplied with fibres in the same way as in the case of the upper lip.

g) Rami dentales. Beside these branches above mentioned, nervus alveolaris inferioris sends branches to the teeth of the lower jaw, and ends in a number of fine fibres under the skin at the tip of the mandible.

VII. Nervus facialis arises as a single fine nerve from the lateral line of the medulla oblongata a short distance posterior to the root of trigeminus and just anterior to the origin of nervus acusticus. It emerges from the cranial cavity through a special opening in the proötic bone, at a point slightly anterior to the quadrate bone. Before it is fully emerged from its canal it divides into an anterior and a posterior portion, each running nearly at right angles with the main stem, in opposite directions from one another, and both remaining for a short distance in a deep groove in the external surface of the proötic bone. According to FISCHER the point where the two main branches arise always consists of the three cornered ganglion geniculi. In *varanus* this was not clearly distinguishable without microscopic examination, but in series of *Lacerta agilis* and *anguis fragilis* that ganglion is easily to be found according to GAUPP.

1. Ramus palatinus is the anterior division of nervus facialis. It is a strong nerve which runs anterior, first in the groove above mentioned, in the proötic bone, then entering a special canal, canalis

Digitized by Google

vidianus, in the sphenoid bone it emerges from the anterior margin of the basi-pterygoid process of the same bone, near the middle line of the skull, runs anterior, dorsal to the pterygoid bone, ventral to bulbus oculi, and enters the nasal cavity at a point close to the ventral border of the interorbital septum, to end in the mucous membrane of the palate.

a) Ramus communicans internus rami palatini cum glossopharyngeo arises from palatinus before it enters canalis vidianus, and runs posterior, close under the skin of the throat and median to the ear, to the ganglion petrosum of glossopharyngeus. It does not fully unite with the ganglion, however, but leaving it again, runs directly posterior as the cervical stem of nervus sympathicus.

b) Ramus communicans rami palatini cum ganglio trigemini. This fine branch, which is given off from palatinus soon after it emerges from its canal in the sphenoid bone, and which connects with the ganglion of nervus trigeminus by means of the branch which arises from the latter and which innervates musc. depressor palpebrae inferioris, will be found described under the capital of nervus trigeminus.

c) Ramus com. post. rami palatini cum maxillari superiori and Ramus com. ant. rami palatini cum maxillari superiori are also described under nervus trigeminus.

d) Rami palatini et glandulares are given off from nervus palatinus in the anterior sub-orbital region, and innervate the mucous membrane of the palate. The end branches extend forward nearly to the tip of the nose and send, on the way, fine branches through the small openings in the os vomer to the glandulae mediales palatinae.

e) Ramus com. rami palatini cum ophthalmico occurs at the point where both nerves enter the nasal region, close to the septum nasi, and posterior to the nasal gland. At this point the two nerves lie quite near one another, — palatinus slightly ventral to opthalmicus, and one, sometimes two, connecting branches can be discovered.

2. Ramus hyomandibularis is the main posterior stem of nervus facialis and of about equal size with ramus palatinus. It runs directly posterior, first in a groove in the proötic bone, medial to the os quadratum, then emerging it passes dorsally over the columella auris and divides in the muscles behind the ear into the following branches:

Digitized by Google

a) Ramus recurrens nervi trigemini ad facialem is described under nervus trigeminus[1].

b) Chorda tympani is given off from ramus hyomandibularis shortly after the latter has crossed the columella auris. Its course is first a short distance posterior, close to the columella auris, after which it turns anterior, and runs over the columella to the quadrate bone where it takes a second turn, this time ventrally, lying close to the posterior surface of the quadrate bone, and thus makes the circuit of the anterior wall of the middle ear. It passes internally to the posterior end of the pterygoid bone, enters the canal in the os articulare of the mandible, and runs through this canal anteriorally to join with ramus mandibularis V. in the inferior alveolar canal in os dentale.

c) Ramus communicans externus cum glossopharyngeo is given off from ramus hyomandibularis slightly posterior to the origin of the chorda tympani and joins the ganglion petrosum of glossopharyngeus.

d) Ramus digastricus comprises a large portion of the end division of ramus hyomandibularis. This branch continues from the main stem directly posterior and breaks up into many fine branches in the muscle. Some of the branches pass entirely through the muscle, others median to it. These are:

e) Rami ad M. constrictor colli. (This muscle is also innervated by the second cervical nerve which forms a sling with the end fibres of nervus VII in m. constrictor colli.)

(f) Ramus hyoideus. I could find no trace of a branch from ramus digastricus to m. mylohyoideus as described by Ruge. This muscle seemed to be innervated entirely by a fine branch from ramus alveolaris inferioris V., but I cannot be certain that there was not also a fine branch from VII.)

VIII. Nervus acusticus arises from the lateral line of the medulla oblongata, immediately posterior to VII. Entering at once into the cavity of the inner ear through the meatus auditorius internus, it divides into two main parts:

[1] In several specimens a curious arrangement was observed in regard to the junction of this branch with the main stem of ramus hyomandibularis. Instead of joining the nerve itself, this branch joined the middle point of a small branch of about equal fineness as itself, which ran from the main stem of the nerve to the chorda tympani near the origin of the latter, so that the small branch thus formed a loop through which the artery passed.

Digitized by Google

A. Ramus anterior } to innervate the complicated structure of
B. Ramus posterior } the inner ear.

IX. Nervus glossopharyngeus arises as a single not very thick nerve from the mid-lateral line of the medulla oblongata, a short distance posterior to acusticus. It emerges from the skull through the large opening in the exoccipital bone which contains also the saccus peri-lymphaticus. The foramen opens externally, posterior and ventral to that of facialis and close to the columella auris. After a short course posterior the nerve receives the connecting branches from facialis:

A. Rami communicantes (described above), and also one from vagus, at a point where one would expect to find the ganglion petrosum. This swelling, however, was not distinguishable in all the specimens examined. In one specimen a distinct enlargement was visible at this point. In several others none at all could be perceived.

From this point of union of the various elements two main nerves arise:

B. Ramus sympathicus has been already mentioned as coming originally from ramus palatinus nervi facialis. This nerve runs directly posterior, close to nervus vagus and the carotid artery to the region of the brachial plexus where it forms a series of small ganglia and connects the main nerves of the plexus. At the point where nervus sympathicus enters the body cavity a slight swelling occurs which may be considered the ganglion of truncus sympathici, and from this point a small branch connects with ganglion of truncus vagi.

C. Ramus pharyngo-laryngeus is the main end stem of glossopharyngeus proper. It curves around the lateral end of the anterior hyoid bone and running parallel to this bone near its posterior edge it passes over the ventral surface of musc. hyoglossus, covered from the ventral side by musc. geniohyoideus. When it reaches the anterior hyoid bone it passes dorsal to it and to musc. hyoideus and reaches the trachea where it takes the name of:

a) Ramus pharyngeus and runs anteriorally to innervate the pharynx. Here it forms a sling, the laryngeal commissure, with ramus recurrens nervi vagi, at which point a fine branch crossing ventrally to the larynx connects the branches from the two sides. From this sling fine branches are given off to the muscles of the larynx and a fine end branch sub-divides in the membrane posterior to the base of the tongue.

Digitized by Google

b) Rami musculares. In its course over musc. hyoglossus many fine branches are given off posteriorally into this muscle. Others are given into musc. hyoideus and to the region of the thymus gland.

c) Ramus laryngeus arises where the main stem of C. crosses the hyoid bone dorsally. This branch passes anteriorally between musc. hyoideus and the pharynx wall to divide in a number of finer branches in the membrane of the anterior region of the pharynx.

(Ramus lingualis seems to be entirely lacking in glossopharyngeus and there are also no branches from this nerve to musc. geniohyoideus, as in the birds. Both of these functions, however, are performed by strong branches from XII.)

X. Nervus vagus arises from the mid-lateral line of the medulla oblongata in its posterior region, as a bundle of fine fibres which spread out, fan-shaped, along the side of the medulla. Before entering its foramen, vagus is joined by the stem of nervus accessorious which comes from a posterior direction along the side of the spinal cord and enters the cranial cavity through the foramen magnum. Vagus then enters its own canal in the pleurooccipital bone where it is joined by the elements of hypoglossus (see XII.) and the two nerves emerge from the skull in a common stem and continue as such for a short distance outside of the skull. Here the nerves separate and vagus takes its course directly posterior in association with the carotid artery to the thoracic region, where, near the carotid arch, a swelling, the ganglion trunci nervi vagi, occurs. From this point the nerve passes ventral to the tracheal tube and ends in the several branches to the heart, lungs, and digestive tract. These branches are as follows:

a) Ramus externus (described under nervus accessorious), arises as soon as vagus has emerged from the skull and innervates musc. sternocleidohyoideus.

b) Ramus com. cum nervo glossopharyngeo (described under IX.) arises from the main stem a short distance distal to (a).

c) Ramus communicans anterior cum nervo sympathico leaves ganglion trunci and connects vagus with the cervical stem of nervus sympathicus, which lies close to it at this point.

d) Ramus recurrens laryngeus is a portion of ramus laryngopharyngeus which arises a short distance posterior to ganglion trunci. It, (d), runs anterior close to the lateral wall of the trachea to the larynx where the larynx commissure (described under IX.)

Digitized by Google

is formed with the end branch of glossopharyngeus and the united fibres innervate the muscles of the larynx.

e) Ramus laryngo-pharyngeus arises in a common stem with ramus recurrens, as above described, and spreads with many fibres over the membrane of the pharynx in its posterior region.

f) Ramus communicans posterior cum nervo sympathico occurs in the anterior region of the lungs. The branch runs from the vagus stem laterally and anteriorally over the ventral surface of the lung and joins the main thoracic stem of sympathicus in the region of the brachial plexus.

g) Rami cardiaci arise just before the pulmonary branches, that is, where the tracheal tube divides into the bronchii and the nerve bends laterally with these to innervate the lungs. There are two main cardiac nerves on each side and these follow the walls of the two anterior arteries to the wall of the heart itself which they enter close to the origin of the respective arteries.

h) Rami pulmonales comprise the main end branches of vagus and follow the branchings of the bronchii with many fine fibres to the various parts of the lungs.

i) Rami gastrici arise from the larger of the rami pulmonales which continue through the posterior portion of the lungs. An anterior and a posterior pair from each side unite and pass through the mesentary in the stomach region. They form a plexus with the sympathico-spinal nerves in the mesentary of the stomach.

XI. Nervus accessorius arises as a number of fine nerves from the anterior cervical region. These unite into a single stem which enters the skull through the foramen magnum. Here it unites with the stem of vagus and passes with the latter through a special canal to the cervical region. A branch given off from the latter nerve as soon as it emerges from its own foramen, probably comprises part, if not all, of the accessorious elements thus received, but this cannot be ascertained by macroscopical examination. This branch is called »ramus externus nervi vagi« and innervates musc. sterno-cleido-hyoideus near its origin from the skull. This muscle also receives innervation from the third cervical nerve, the end fibres of which form an intricate sling with those of ramus externus.

XII. Nervus hypoglossus arises partly from the cranial and partly from the cervical region of the central nervous system. The cranial element consists of three roots arising from the lateral wall

Digitized by Google

of the medulla oblongata in the region posterior to the vagus roots. These three roots pass through two small foramina from the cavum cranii, antero-laterally, and unite with the stem of vagus before it emerges from its foramen, so that all emerge as a single stem. This soon divides (as has been described under nervus vagus) into hypoglossus stem and vagus stem. The hypoglossus stem then receives its cervical element which consists of a branch from the united stem of the first and second cervical nerves. The remainder of this stem runs posterior, sometimes forming a partial union with vagus, and innervates musc. omo-hyoideus. This corresponds to »ramus descendens« of FISCHER but cannot be considered in this case a branch of hypoglossus, as it has no real union with the latter. After receiving this addition the nerve bends laterally, following the line of glossopharyngeus, and running parallel to the latter nerve and posterior to it, passes over the ventral surface of musc. hyo-glossus, covered ventrally by musc. genio-hyoideus, to the point where glossopharyngeus passes dorsally over the anterior hyoid horn. Here hypoglossus passes ventral to the same and after giving off its posterior branch to musc. hyoideus, bends anteriorally and divides into its two end branches, one externally to the tongue itself. The branches of hypoglossus may be classified as follows:

A. Rami musculares.

a) Ramus ad musculum genio-hyoideum is a strong branch given off posteriorally as the main nerve passes over the surface of this muscle on its way to the tongue. It spreads into a large number of fine branches and innervates the muscle above named.

b) Rami ad musculum hyo-maxillarem, is given off shortly distal to (a) and runs anteriorally across the ventral surface of nervus glossopharyngeus and the anterior hyoid horn to innervate the broad, flat, thin muscle which connects this horn with the anterior region of the mandible.

B. Rami linguales comprise the main end branches of the nerve, as follows:

a) Ramus lingualis posterior arises as has been above mentioned at the point where the nerve passes under the anterior hyoid horn. The branch turns posterior and sends off finer branches which enter musc. hyoideus at different points in its posterior region, the branch itself running through the same muscle along the region of its attachment to the posterior hyoid horn.

b) Ramus lingualis anterior, the main end stem of the nerve

Digitized by Google

follows musc. hyoideus anterior to the region dorsal to musc. mylohyoideus. Here it divides into two branches, one of which forms a curious H shaped sling with ramus lingualis V. and enters the tongue itself, while the other continues anterior to end in musc. genio-glossus and sends fine branches to sublingual glands.

In closing I wish to express my thanks to Herr Prof. WIEDERSHEIM for permission to work in the Anatomical Institute in Freiburg, and to Herr Prof. GAUPP for his kind oversight of this work and also for his assistance in correcting the proof sheets.

References.

1) BISCHOFF, Commentatio de nervi accessorii Willisii anatomia physiologia. Heidelberg 1832.
2) BENDZ, Bidrag til den sammelignende Anatomie af Nervus glossopharyngeus, Vagus, Accessorius og Hypoglossus hos Reptilierne. Kjobenhavn 1843.
3) H. STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1846.
4) Dr. J. G. FISCHER, Die Gehirnnerven der Saurier, anatomisch untersucht. Abhandlungen aus dem Gebiet der Naturwissenschaften. Hamburg 1852.
5) C. VOGT, Zur Anatomie der Amphibien. Bern 1859. — Beiträge zur Neurologie der Reptilien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für Naturwissenschaften. Bd. IV.
6) F. LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
7) MAX WEBER, Über die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Archiv für Naturgeschichte. 1877.
8) A. FRORIEP, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus und über die Bedeutung des Hypoglossus. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abt. 1885.
9) J. F. VAN BEMMELEN, Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. Amsterdam 1887.
10) GAUPP, Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.
11) C. K. HOFFMANN, Reptilien in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Abtheilung III. 1890.
12) G. RUGE, Über das peripherische Gebiet des N. facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für CARL GEGENBAUR. Bd. III. Leipzig 1897.

Digitized by Google

13) Versluys, Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Reptilia und Rhynchocephalia. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XVI. 1898.
14) M. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für Carl Gegenbaur. Bd. III. Leipzig 1897.
15) E. Gaupp, Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Anat. Hefte. Bd. XV. 1901. — Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. X. 1900.
16) E. Cords, Beiträge zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel. Anat. Hefte. Bd. XXVI. Heft 78. 1904.
17) O. Charnock Bradley, Movements of the jaw and Muscles of Mastication of Lizards. Zoolog. Jahrbücher. Morph. Abt. Bd. XVIII. 1903.

List of Abbreviations.

Nerves.

I. Olfactorius,
II. Opticus,
III. Oculomotorius,
IV. Trochlearis,
V. Trigeminus,
V.1. Opthalmicus,
V.2. Maxillaris,
V.3. Mandibularis,
VI. Abducens,
VII. Facialis,
VII.p. Palatinus,
VIII. Acusticus,
IX. Glossopharyngeus,
X. Vagus,
XI. Accessorius (Ramus ext. vagi),
XII. Hypoglossus.

V.3.l. Ramus lingualis,
c. Ramus ciliaris of III. and V. 1,
c.1. & *c.2.* 1st & 2d Cervical nerves,
C.T. Chorda tympani VII,
L.a.o. Ramus ad musc. levator anguli oris V. 3,
R.c. Rami cardiaci X,
R.c.c. Ramus cutaneus externus V. 3,
R.c.p.s. Ramus com. post. X,
R.d.p.i. Ramus ad musc. dep. palp. inf. V,
R.f. Ramus frontalis V. 1,
R.g. Rami gastrici X,
R.g.h. Ramus ad m. genio-hyoideum XII,
R.g.i. Rami ad glandulae labiales inf. V. 3 (1—5),
R.g.s. Rami ad glandulae labiales sup. V. 2 (1—7),
R.h, *h'*, *h''* Ramus hyomandibularis VII.
R.hy. Ramus ad m. hyo-maxillarem XII,
R.l.a. Ramus lingualis ant. XII,
R.l.n. Ramus lateralis nasi V. 1,
R.l.p. Ramus lingualis post. XII,
R.m.l. Rami ad mm. laterales V. 3,
R.m.n. Ramus medialis nasi V. 1,
R.m.hy. Ramus ad. m. my. hy. V. 3,
R.n. Ramus nasalis V. 1,
R.ph. Ramus phar. laryngeus IX. C,
R.r. Ramus recurrens ad VII, V. 2,
R.r.c. Ramus recurrens cutaneus V. 3,
R.r.X. Ramus recurrens vagi X.
r.r.p. Rami pulmonales X,
s. Sympathicus,
t. Rami temporales V. 2.

Digitized by Google

Muscles.

B. Bursalis,
M.cap.cl.ep. Capiti-cleido-episternalis,
M.cap.mand. Capiti-mandibularis,
M.cer.hy. Cerato hyoideus,
M.cuc. Cucullaris,
M dep.palp.inf. Depressor palpebrae inferioris,
M.g.gl. Genio-glossus,
M.gen.hy. Genio-hyoideus,
M.hy. Hyoideus,
M.hy.gl. Hyoglossus,
M.hy.m., *M.hy.max.* } Hyo-maxillaris,
M.hy.tr. Hyo-trachealis,
M.my.hy. Mylo-hyoideus,
M.om hy. Omo-hyoideus,
M.par.mand. Parieto mandibularis,
M.ptery. Pterygoideus,
M.pt.sph post. Pterygo-sphenoidalis posterior,
M.st.cl.hy. Sterno-cleido-hyoideus,
O.I. Obliquus inferior,
O.S. Obliquus superior,
R.E. Rectus externus (lateralis),
R.I. Rectus inferior,
R.M. Rectus medialis (internus),
R.O. Retractor oculi,
R.S. Rectus superior.

Bones.

Ang. Angulare,
Ar. Aratinoid,
Col.au. Columella auris,
Dent. Dentare,
Ep.pt. Epipterygoid or Columella,
Fr. Frontal,
hy.Hy.ant. Hyoid apparatus,
Jug. Jugular,
Lac. Lacrymal,
Max. Maxillary,
Nas. Nasal,
Os.ent. Ossus entoglossus,
Pal. Palatine,
Par. Parietal,
Post.F. Post-frontal,
Pre.max. Premaxillary,
Pre.F. Pre-frontal,
Pr. Proötic,
Ptery. Pterygoid,
Quad. Quadrate,
Quad.-jug. Quadrato-jugular,
Sup.-ang. Supra-angulare,
Sph. Sphenoid,
Sq. Squamosal,
Trans. Transversus.

Miscellaneous.

A. Aorta,
C. Cerebrum,
Cer. Cerebellum,
Con.sph. Condylus sphenoideus,
Cor. Coronary process of jaw,
f.c.t.VII. Foramen chorda tympani VII,
f.c.e.V.3. Foramen cutaneus ext. V. 3,
f.r.c.V.3. Foramen recurrens cut. V. 3,
G.c. Ganglion ciliaris,
G.p. Ganglion petrosum,
Gl., or *gl.* Glands at base of tongue,
Gl.T. Thymus gland,
Gl.H. Harderian gland,
H. Heart,
inf. Infundibulum,
L. Lung,
M.B. Mid-brain,
Med.Obl. Medulla oblongata,
n. Nictitating membrane,
Occ.C. Occipital condyle,
olf.lobe Olfactory lobe,
P. Pineal body,
Phar. Pharynx,
St. Stomach,
T.au. Tympanum of ear,
T.n. Tendon of Nictitating membrane,
Tr. Trachea.

Digitized by Google

Description of Plates XI—XIII.

Fig. I. Brain, lateral aspect, showing roots of cranial nerves I—XII.
Fig. II. Brain, dorsal aspect, showings nerves I, IV, V, and VII—XII.
Fig. III. Brain, ventral aspect, showing optic chiasma and roots of nerves I—XII.
Fig. IV. Skull, lateral aspect.
Fig. V. Skull, dorsal aspect.
Fig. VI. Skull, ventral aspect.
} Drawings from prepared skull in the museum of the Anatomical Institute in Freiburg.
Fig. VII. Bulbi oculi, *1.* ventral aspect, showing the innervation of the optic muscles (right side, *mm.O.I.*, *R.I.*, & *R.E.* are removed); *2.* medial aspect of right eye removed from the interorbital septum.
Figs. VIII—XV. Show by a series, the relations of the cranial nerves to the muscles of the head. They are drawn from a lateral aspect and follow the order of layers, from external to internal structures, as the dissection progressed.
Fig. VIII. View with outer skin removed and the tympanic membrane left in place.
Fig. IX. *mm.cuc.* and part of *cap.mand.* turned back. *Cer.hy.* removed.
Fig. X. *mm.cuc.*, *my.hy.*, *genio.hy.* & more of *cap.mand.* removed.
Fig. XI. Portions of *cap.mand.* removed; also the hyoid apparatus, the jug. and quad. jug. arches.
Fig. XII. Bulbus oculi removed and a portion of *mm.ptery.* and *ptery.mand.* cut. away. (Nasal region in this and the following three figures diagrammatic.)
Fig. XIII. *m.par.mand.* turned back; *m.ptery.* and optic muscles as well as the entire lower jaw removed.
Fig. XIV. Quadrate bone and columella removed and *m.ptery.internus* turned back to show *V.1.*

The position of brain and roots of cranial nerves in dotted outline to show their relation to the surrounding structures.

Fig. XV. Outline of the skull showing the main nerve trunks and their relation to it.
Fig. XVI. Lower jaw and throat, ventral aspect. The jaws are stretched apart after removal from skull, to show all parts of muscles, nerves, etc. Right side *mm.my.hy.* & *gen.hy.* are turned back and *m.hy.* is cut away. Left side *mm.hy.tr.*, *hy.m.* & *gen.hy.* are turned back.
Fig. XVII. Organs of trunk region showing vagus and sympaticus with their branches.

Digitized by Google

Der Schädel von Immanuel Kant und jener vom Neandertal.

Studie

von

A. Rauber.

Mit Tafel XIV.

Der in neuerer Zeit so wichtig gewordene Schädel vom Neandertal ist mit den verschiedenartigsten Schädeln schon zusammengestellt und vergleichend betrachtet worden, aber bisher noch nicht mit jenem von KANT. Und doch gewährt es einen eignen Reiz, zwei Cranien von so extremer Verschiedenheit in Herkunft, Formbeschaffenheit und Bedeutung vergleichend gegeneinander zu halten.

Die Veranlassung zu diesem Thema gaben mir historische Studien. Ich hatte mich kurz zuvor mit den neueren Arbeiten über den Neandertaler Schädel beschäftigt. Dadurch hervorgerufene geschichtliche Nachforschungen führten zu einer Wiederlesung der vorzüglichen Abhandlung von C. KUPFFER und FR. BESSEL-HAGEN über den Schädel von KANT, die mir aus früheren Jahren bereits bekannt war. So lagen denn plötzlich die Bilder der beiden berühmten Cranien äußerlich und innerlich allzu dicht beieinander, als daß eine Vergleichung überhaupt hätte vermieden werden können.

Bald auch drängte sich mir die Überzeugung auf, die genauere Durchführung einer Vergleichung werde nicht ergebnislos verlaufen, sondern nach mehreren Richtungen hin fruchtbar sein.

Die im XIII. Band des Archivs für Anthropologie veröffentlichte Abhandlung der beiden genannten Autoren enthält photographische Aufnahmen der wichtigsten Ansichten des Schädels, leider in halber Größe; sie enthält ferner eine auf den sorgfältigsten Messungen

Digitized by Google

beruhende Konstruktionsfigur des Medianumrisses des Schädels in natürlicher Größe. Es gibt auch einen bei jener Gelegenheit angefertigten Gipsabguß des Schädels. Doch ziehe ich vor, mich hier an jene Konstruktionsfigur zu halten, da sie die unmittelbar am Schädel abgenommenen Maße wiedergibt, nachträgliche Messungen am Gipsabguß, der in seiner Form nicht ganz unveränderlich ist, also überflüssig macht.

Der Schädel von KANT und der größte Teil des übrigen Skelets war unversehrt in die Hände der Beobachter gelangt. Mit dem Schädel vom Neandertal und den zugehörigen übrigen Knochen ist dies bekanntlich nicht der Fall. Vom Schädel liegt unglücklicherweise nur ein ansehnliches Bruchstück, das nicht ganz vollständige Schädelgewölbe vor. Ein Bruchstück muß schon aus diesem Grunde unsre vergleichende Betrachtung werden. Sie wird um so mehr nur ein Bruchstück sein, als wir uns notwendig auf die äußeren Medianbogen beider Schädel beschränken müssen. Aber selbst diese werden, da sie wichtige Linien sind, dem Kenner eine Fülle von interessantem Stoff darbieten.

Die Abhandlung von KUPFFER und HAGEN erschien im Jahre 1881. Die seitdem verflossenen 25 Jahre sind an der anthropologischen Forschung nicht spurlos vorübergegangen. Sie hat sich unterdessen beträchtlich erweitert und vertieft. Selbst die Grundlagen der Craniometrie haben sich seitdem nicht unwesentlich geändert. Es stellt sich daher als nächstliegende Aufgabe heraus, an der schon erwähnten Konstruktionsfigur des Medianschnittes des KANTschen Schädels diejenigen neuen Messungen vorzunehmen, deren wir gegenwärtig bedürfen, außerdem aber alle brauchbaren Angaben zu verwerten, welche die Abhandlung von KUPFFER und HAGEN uns in reichem Maße geliefert hat.

a. Maße am Schädel von KANT.

Die Konstruktionsfigur von KUPFFER und HAGEN enthält zwei für uns wichtige Linien, eine gerade und eine gebogene.

Die gerade Linie ist auf Taf. XIV die Linie *nb*, welche sich vom Nasion zum Basion von PAUL BROCA erstreckt und von RUDOLF VIRCHOW Linea naso-basilaris genannt worden ist. Ich selbst ziehe für sie die Bezeichnung äußere Basallinie vor, um sie von einer inneren Basallinie zu unterscheiden, die freilich im vorliegenden Fall keine Verwendung finden kann.

Die gebogene Linie, deren wir bedürfen, zieht vom Nasion über

Digitized by Google

Stirn und Scheitel hinweg zum Hinterhaupt und endigt an der Protuberantia occipitalis externa, d. i. am Inion von BROCA.

Zieht man nun eine Gerade vom Nasion zum Inion, so erhält man die neuerdings wertvoll gewordene Nasion-Inionlinie von SCHWALBE, mit der die Abhandlung von KUPFFER und HAGEN noch nicht rechnet. Sie wird nach beiden Seiten hin verlängert, um für später anzustellende Längenmessungen des Schädelgewölbes Dienste zu leisten. Zu dem gleichen Zweck wird auch die äußere Basallinie verlängert, obwohl sie nur für den Schädel von KANT vorhanden ist.

Die Nasion-Inionlinie und die äußere Basallinie dienen ferner zu neuen Bestimmungen der Höhe beider Schädel.

Soll mit Bezug auf die Basallinie die Länge des Schädels von KANT bestimmt werden, so werden Senkrechte auf ihr errichtet, welche den vordersten und den hintersten Punkt des Gewölbes in sich aufnehmen. Die vordere Vertikale ist auf Taf. XIV die Linie *l fw*; die hintere Vertikale aber *l ow*. Jene tangiert den vordersten Punkt der medianen Stirnwölbung bei *fw*; diese den hintersten Punkt der medianen Occipitalwölbung bei *ow* im Gebiet des Spitzenteils der Oberschuppe des Occipitale.

Ähnlich wird verfahren bei der Ermittelung der Höhe des Gewölbes. Dient die Basallinie als Richtungslinie, so wird zu ihr hoch oben am Gewölbe eine Parallele gezogen, welche den höchsten Teil des Gewölbes tangiert. Eine von dem Berührungspunkt ausgehende Gerade, welche auf der Basallinie und Tangente senkrecht steht, ist die gesuchte Höhenlinie; sie ist in unserm Fall mit der Zahl 135 bezeichnet.

Wird dagegen die Höhe auf Grundlage der Richtungslinie Nasion-Inion bestimmt, so ist die Höhenparallele dieser entsprechend anzulegen. In unserm Fall ist die Höhenlinie die mit der Zahl 104 bezeichnete Senkrechte.

Die Nasion-Inionlinie des Schädels von KANT steht zu der äußeren Basallinie in einem hinten offenen Winkel von 15°.

Die äußere Basallinie hat eine Länge von 93,5 mm (KUPFFER und HAGEN), die Nasion-Inionlinie dagegen ist 162 mm lang.

Der größte Horizontalumfang beträgt nach der Messung von KUPFFER und HAGEN 547 mm. Der vom Nasion über die Stirn, den Scheitel und das Hinterhaupt zum hinteren Rand des Foramen occipitale magnum hinziehende Medianbogen hat nach denselben Autoren 378 mm Länge; das große Hinterhauptloch selbst ist 40 mm lang.

Digitized by Google

Zählen wir diesen Betrag (40) zu jenem (378) und fügen noch den Betrag der Länge der Basallinie (93,5) hinzu, so erhalten wir als Summe die Länge des ganzen medianen Schädelumfangs.

511,5 mm ist hiernach die Länge des totalen medianen Schädelumfangs. Vergleichen wir diese Länge mit der Länge des größten Horizontalumfangs, so stehen sich beide Zahlen, 547 und 511,5, sehr nahe. Der ganze Unterschied beider Längen beträgt nur 35,5 mm, zu ungunsten des Medianumfangs; der Horizontalumfang ist dem medianen nur um 35,5 mm überlegen.

Der größte Querumfang, vom Porus acusticus externus über den Scheitel hinweg zum gegenüberliegenden Porus geführt, beträgt 337 mm (Kupffer und Hagen). Fügt man diesem Werte die nach den vorhandenen Photographien zu ermittelnde, ebenfalls querliegende basale Ergänzung im Betrag von 150 mm hinzu, so erhält man als totalen Querumfang des Schädels 337 + 150 = 487 mm.

Die drei größten aufeinander senkrecht stehenden Bogenmaße des Schädels von Kant sind hiernach mit den zugehörigen Ergänzungen die folgenden:

größter Horizontalumfang	= 547 mm
totaler Medianumfang	= 511,5 mm
totaler Querumfang	= 487 mm.

Alle drei Werte liegen einander nahe. Der größte Unterschied ist 60 mm zwischen Größen, die einem halben Tausend sich von beiden Seiten nähern. Jene 60 mm entfallen zugunsten des horizontalen, zu ungunsten des queren Umfangs. Zwischen dem horizontalen und medianen Umfang ist, wie schon erwähnt, der Unterschied gar nur 35,5 mm, zugunsten des horizontalen; zwischen dem medianen und queren Umfang endlich nur 24,5, zugunsten des medianen.

Die größte Breite des Schädels von Kant bestimmten Kupffer und Hagen zu 161 mm.

Wie verhält es sich mit den Höhenverhältnissen dieses Schädels?

Auf die äußere Basallinie bezogen beträgt diese Höhe 135 mm. Hinter der maximalen Breite bleibt diese Höhe, obwohl an sich beträchtlich, um 26 mm zurück.

Auf die Nasion-Inionlinie bezogen beträgt die Höhe dagegen nur 114 mm; nur diese Höhe werden wir später zur Vergleichung mit dem Neandertaler Schädel benutzen können. Sie bleibt hinter der Breite um 47 mm zurück.

Digitized by Google

Wenden wir uns jetzt zu den Längenmaßen des Schädels von KANT. Auf die äußere Basallinie bezogen hat die Länge den Wert von 177 mm (Taf. XIV *l'*, *l'*). Halten wir uns dagegen an die Nasion-Inionlinie als Richtungslinie, so ergibt sich eine Länge von 180 mm (Taf. XIV *l*, *l*). Es würden sich 183 mm als Länge ergeben, wenn in der Konstruktionsfigur die vom Nasion ausgehende äußerste Bogenlinie für die Messung in Frage käme, die der Höhe des Arcus superciliaris angehört. Nicht diese aber, sondern die zweite, mit feiner Linie gezogene, auf Taf. XIV mit *m* bezeichnete Bogenlinie kommt als Medianbogen der Glabella in Betracht.

Die größte Länge, ohne Berücksichtigung einer Richtungslinie gemessen, beträgt 182 mm. Äußerste Punkte sind hier die Glabella und die Hinterhauptwölbung bei *ow*.

Die Länge der Nasion-Inionlinie wurde schon oben zu 162 mm angegeben. Stellt man die für Länge, Breite und Höhe des Schädels von KANT erhaltenen Werte zusammen, so haben wir

mit Bezug auf die Basallinie $l = 177$, $b = 161$, $h = 135$ mm,
mit Bezug auf die Nasion-Inionlinie $l = 180$, $b = 161$, $h = 114$ mm,
ohne Richtungslinie $l = 182$, $b = 161$, $h = 137$ mm.

Das letzte Höhenmaß (137 mm) ist so gewonnen, daß die eine Zirkelspitze im Basion einsetzt, während die andre den höchsten Punkt des Scheitels tangiert.

Wie schon aus den Längen der drei größten Umfangslinien zu entnehmen war, so stehen auch die drei Hauptdurchmesser nicht allzu weit voneinander ab.

Ist nämlich die Basallinie die richtende, und es gibt Gründe, die ihr den Vorzug einräumen, so unterscheidet sich die Länge von der Breite durch ein Mehr von 16 mm; die Länge von der Höhe durch ein Mehr von 42 mm; die Breite von der Höhe durch ein Mehr von 26 mm.

Ist dagegen die Nasion-Inionlinie richtend (und im vorliegenden Fall haben wir keine andre Wahl; übrigens verdient sie volle Beachtung), so unterscheidet sich die Länge von der Breite durch ein Mehr von 19 mm; die Länge von der Höhe durch ein Mehr von 66 mm; die Breite von der Höhe durch ein Mehr von 47 mm.

Ohne Richtungslinie gemessen, unterscheidet sich die Länge von der Breite durch ein Mehr von 21 mm; die Länge von der Höhe durch ein Mehr von 45 mm; die Breite von der Höhe durch ein Mehr von 24 mm.

Digitized by Google

Wollte man die Länge der Nasion-Inionlinie mit 162 mm zugrunde legen, so fällt die größte Breite mit 161 mm mit ihr fast zusammen, während die größte Höhe 114 mm beträgt.

Nun würden die aus jenen Zahlen zu berechnenden Indices anzugeben sein.

Da die für uns maßgebende Linie jedoch die Nasion-Inionlinie ist, so genügt es, nur die auf sie sich beziehenden Werte zur Grundlage zu nehmen.

Haben wir hiernach eine Länge von 180, eine Breite von 161, so ist der zugehörige Längenbreitenindex $= \frac{161 \cdot 100}{180} = 89{,}4$.

Ist die größte Länge = 182, die größte Breite = 161, so ist der zugehörige Längenbreitenindex $= \frac{161 \cdot 100}{182} = 88{,}4$.

Wollte man die Länge der Nasion-Inionlinie selbst mit 162 mm als Länge zugrunde legen, so wäre der zugehörige Längenbreitenindex nahezu 100.

Ist die Länge = 180, die Höhe = 114 mm, so ist der Längenhöhenindex $= \frac{114 \cdot 100}{180} = 63{,}3$.

Ist die Länge = 162, die Höhe = 114, so ist der zugehörige Längenhöhenindex $= \frac{114 \cdot 100}{162} = 70{,}3$.

Ist die Breite = 161, die Höhe = 114, so haben wir zum Breitenhöhenindex $= \frac{114 \cdot 100}{161} = 70{,}8$.

Nachdem wir uns mit diesen Messungsergebnissen am Schädel von KANT vertraut gemacht haben, wenden wir uns zu dem Schädel vom Neandertal, um von ihm so viel zu sammeln, als nach Lage der Dinge möglich ist.

b. Maße am Schädel vom Neandertal.

Schon eine wohlgeordnete Betrachtung der Umrisse der beiden Schädel läßt deutlich erkennen, daß der Neandertaler Schädel vor dem KANTschen wesentlich durch eine viel größere Länge und eine viel geringere Höhe verschieden ist. Auch wird man leicht zu dem Gedanken gebracht, dieses Verhältnis der Längen- und Höhendurchmesser sei kaum ein zufälliges, sondern ein inneres, im Bauplan beider Schädel begründetes. Man würde staunen, wenn mit der größeren Länge des Neandertaler Schädels auch eine größere Höhe sich

Digitized by Google

verbände; und wenn der Schädel KANTS zugleich eine geringere Länge und eine geringere Höhe besäße. Das würde widernatürlich erscheinen. So ist es aber auch nicht. Am Schädel KANTS verbindet sich geringere Länge mit größerer Höhe; am Schädel des Neandertalers größere Länge mit geringerer Höhe. Das macht schon einen ganz naturgemäßen Eindruck.

Die Breitenmaße beider Schädel kommen einander sehr nahe; denn der Schädel von KANT hat 161, der vom Neandertal aber gegen 150 mm größter Breite, wobei auf jede Schädelhälfte also ein Mehr von kaum 5 mm zugunsten KANTS entfällt.

Wie verhält es sich mit der Länge des Neandertaler Schädels?

Ohne Richtungslinie, von der Höhe der Glabella zum vorragendsten Punkte der Hinterhauptwölbung in der Nähe des Inion gemessen, beträgt die Länge 205 mm, d. i. 23 mm mehr als bei KANT.

Auf die Nasion-Inionlinie bezogen ist die größte Länge des Neandertaler Schädels ebenfalls 205 mm, jener von KANT aber 180 mm.

Die Länge der Nasion-Inionlinie ist am Schädel vom Neandertal 200—202 mm; die entsprechende bei KANT dagegen 162 mm. Unterschied zugunsten des Neandertalers = 38—40 mm.

Die Höhe des Neandertaler Schädels, in bezug auf die Nasion-Inionlinie gemessen, beträgt 88 mm; die entsprechende des Schädels von KANT hingegen 114,5 mm, mit einem Unterschiede von 26 mm zugunsten KANTS.

Dabei liegt die Höhenlinie KANTS (Taf. XIV) 10 mm vor der Höhenlinie des Neandertalers.

Ein eigentümliches Bild erhält der Beobachter, wenn er die Bahnen der auf die gleiche Richtungslinie orientierten Mediankurven beider Schädel miteinander vergleicht. Der Schnittpunkt beider Bogen (bei s''') liegt weit hinten in der Nähe der Lambda. Verfolgt man die von s''' zu je ihrem Inion (i und i') ziehenden Teile der beiden Gewölbe, so schließen beide Linien ($s'''i$ und $s'''i'$) mit der Grundlinie i, i' ein ungleichseitiges Dreieck ein, das etwas schräg nach oben hinten gerichtet ist, mit seinem Spitzenteile aber schräg nach oben vorn gedrängt wird. Der Flächeninhalt dieses Dreiecks ist ansehnlich genug; denn seine Grundlinie hat eine Länge von 40, seine beiden andern Seiten aber, in gerader Linie gemessen, Längen von 65 und 73 mm. Dieses im occipitalen Gebiet liegende Dreieck ist die Verlustfläche des Schädels von KANT.

Fassen wir nun das vor dem Schnittpunkt s''' gelegene große

Digitized by Google

fronto-parietale Schädelgebiet in das Auge, so nehmen wir die viel umfangreichere Gewinnfläche des Schädels von KANT wahr. Sie bedeckt als ein großes, in gerader Linie gegen 180 mm langes, sichelförmig gestaltetes Feld das fronto-parietale Gebiet des Schädels vom Neandertal. In der supraorbitalen und hinteren Parietalgegend spitzt sich dieses Feld allmählich zu, um dort am Nasion, hier am Schnittpunkt s''' zu endigen. Die maximale Breite des Feldes liegt in der Gegend der Scheitelhöhe und mißt 28 mm; rück-abwärts verjüngt sich von hier an die Breite des Feldes rasch; nach vorn hin aber dehnt es sich, nur wenig verschmälert, bis zur Gegend der stärksten Frontalwölbung aus, um von hier an rasch an Breite abzunehmen und spitz am Nasion zu endigen. Vergleicht man den Flächeninhalt der Gewinnfläche mit jenem der Verlustfläche, so ist jener schätzungsweise nahezu dreimal so groß als dieser.

Aber auch die Indices des Neandertaler Schädeldaches erfordern unsre Aufmerksamkeit.

Beträgt die Länge des Neandertaler Schädels, auf die Nasion-Inionlinie bezogen, 205 mm und ist die Breite = 150, so hat dieser Schädel einen Längenbreitenindex von $\frac{150 \cdot 100}{205} = 73{,}1$.

Nicht weit verschieden ist der Längenbreitenindex, wenn die Länge der Nasion-Inionlinie selbst untergelegt wird, nämlich

$$\frac{150 \cdot 100}{202} = 74{,}2.$$

Der Längenhöhenindex des Neandertaler Schädels mit Grundlegung der Länge von 205 $= \frac{88 \cdot 100}{205} = 42{,}9$.

Wird dagegen die Nasion-Inionlänge mit 202 mm zugrunde gelegt, so ist der Längenhöhenindex $= \frac{88 \cdot 100}{202} = 43{,}9$.

Ist die Breite des Neandertaler Schädels 150, die Höhe 88, so ergibt sich hieraus ein Breitenhöhenindex von $\frac{88 \cdot 100}{150} = 58{,}6$.

Stellt man die von beiden Schädeln gewonnenen Indices zur Vergleichung zusammen, so ergibt sich folgende Tabelle:

	Längen-breitenindices	Längen-höhenindices	Breiten-höhenindices
N.	73,1 und 74,2	43,9	58,6
K.	88,4 und 99,3	70,3	70,8

Digitized by Google

Aus dieser Zusammenstellung erhellt der große Unterschied der beiden Schädel mit aller Schärfe, vor allem auffallend in bezug auf das Verhältnis der Länge zur Höhe. Denn hier beläuft sich der Indexunterschied auf 26,4 Einheiten. Es folgt der Unterschied der Längenbreitenindices mit 25,1; der Unterschied der Breitenhöhenindices mit 12,2.

c. Bedeutung der Kugelform.

Die Kugel findet in der Natur überaus häufige Verwendung, vor allem, wenn wir den Blick auf das Weltgebäude richten, im großen. Auch unsre Erde und ihr Trabant sind bekanntlich kugelförmig. Flüssigkeitstropfen, die in der Schwebe erhalten werden, sehen wir Kugelform annehmen. Im Reich der Protisten spielt die Kugelform, besonders in den Anfangszuständen, eine sehr bedeutende Rolle. Bei den Vielzelligen, den Metaphyten und Metazoen, tritt die Kugelform zurück, wenn wir ihre Endstufen betrachten; wir sehen sie in die verschiedenartigsten Formen gebannt. Diese aber sind in der überwiegenden Mehrzahl aus der Umbildung kugelförmiger Ausgangsformen hervorgegangen. Als die Grundform der die Metabionten zusammensetzenden Elementarteile, der von Ernst Brücke so genannten Elementarorganismen, der Zellen, gilt allgemein die kugelige, in so verschiedenartigen Endformen sie auch aufzutreten vermögen.

Gegenüber dem so häufigen Auftreten der Kugel muß man sich fragen, welche Ursache dem zugrunde liege und welche Ursachen die andern Formen bedingen.

Sehen wir uns in der Geschichte der Wissenschaften um, so ergibt sich zu unsrer Verwunderung, daß der strenge Beweis für den Satz, daß die Kugel kleinere Oberfläche besitzt, als jeder andre Körper gleichen Volumens, erst vor wenigen Jahrzehnten erbracht worden ist[1]. Einleuchtend war dieser Satz von jeher. Sehr anschaulich wirkt die Verwandlung einer Kugel in ein Ellipsoid, die Verwandlung eines Kreises in eine Ellipse, um ein einfacheres Beispiel zu wählen. Nicht umsonst, sondern sehr rationell führt die Ellipse ihren Namen. Ihr fehlt etwas. Einen Kreis kann man schließlich in zwei gerade Linien zusammendrücken, die gar keinen Raum mehr umschließen und an den Enden bogenförmig ineinander übergehen. Die beiden Linien haben zusammen die gleiche Länge

[1] Von H. A. Schwarz, Göttinger Nachrichten, 1884, 1.

Digitized by Google

wie der frühere Kreisumfang; der von ihnen eingeschlossene Raum jedoch ist zu Null geworden.

Aus jenem wichtigen Lehrsatz nun lassen sich mehrere abgeleitete Sätze entwickeln, die für unsre Aufgabe Bedeutung haben.

Eine Kugel ist von allen Körpern der günstigste für die größte Raumumschließung, der ungünstigste für die Vergrößerung der Oberfläche.

Verändert eine Kugel ihre Form in ein Ellipsoid, so tritt sie in ein ungünstigeres Raumverhältnis ein; verändert ein Ellipsoid seine Form in eine Kugel, so gewinnt es ein günstigeres Raumverhältnis.

Graphisch und rechnerisch läßt sich der hierbei erlittene Verlust oder Gewinn am leichtesten am Kreis und an der Ellipse mit gleichem Umfang bestimmen.

Hat man es mit materiellen und nicht bloß raumbegrenzten Körpern zu tun, so sind damit schwerwiegende Folgen verbunden.

Ein Schädelgewölbe von Kugelform besitzt unter allen Körpern mit gleichem Volumen das geringste Gewicht; es belastet seinen Träger am wenigsten.

Ein solches Gewölbe ist der unter allen Körpern am meisten Material sparende, obwohl zugleich am meisten Material aufnehmende.

Eine materielle Kugel ist aus demselben Grunde der beziehungs- und bedürfnisloseste von allen Körpern, am meisten von der Außenwelt abgeschlossen und in sich ruhend.

Sollte ein so vorzüglicher Körper, wie die Kugel, nicht schon aus den angegebenen Gründen in der Natur reichliche Verwendung finden, überall da jedoch vermieden werden, wo es auf große Oberflächenentfaltung ankommt? So tritt die Krone eines Baumes in eine außerordentliche Fülle dünner Blätter auseinander, seine Früchte aber sind spärlicher und von kugeliger Gestalt. Nicht allein, wo große Oberflächenentfaltung gefordert wird, sehen wir die Natur die Kugelform verlassen oder von Anfang an ausschließen, sondern überall auch da, wo besondere Funktionen erfüllt werden müssen. In jedem einzelnen Falle wären diese besonderen Funktionen, unter welchen die Gewinnung der Nahrung, die Befähigung zu freier Ortsbewegung einen hohen Rang einnehmen, durch sorgfältige, mit aller Umsicht geführte Untersuchungen nachzuweisen.

Wäre es nicht auffällig und würde wie ein Verstoß gegen sie selbst empfunden, wenn die Natur überall da, wo es auf große Oberflächenentfaltung ankommt, die einsame Kugel auswählen, da aber, wo größte Raumumschließung mit kleinsten Durchmessern

Digitized by Google

notwendig ist, Körper mit großer Oberflächenentwicklung bevorzugen würde?

Wir aber wollen uns nicht allzu weit von unsrer nächsten Aufgabe entfernen und uns zur Betrachtung jener beiden Schädel zurückwenden, um deren Verständnisses willen dieser Weg eingeschlagen werden mußte.

Niemand wird in dem Neandertaler Schädel eine weitgehende Annäherung an die Kugelform erblicken, sondern leicht wird man ein abgeplattetes Ellipsoid mit drei Achsen in ihm wahrnehmen. Am Schädel von KANT hingegen wird man nicht umhin können, tatsächlich eine Annäherung an die Kugelform wahrzunehmen. Alle Vorteile, welche oben für diese hervorgehoben worden sind, kommen diesem Schädel und ebenso dem von ihm umschlossenen Gehirn zu, alle Nachteile aber jenem.

An einer seitlichen Ansicht des Schädels von KANT tritt die kugelige Form nicht so deutlich hervor als an der frontalen, occipitalen, vertikalen und basalen Ansicht. Denn dort tritt das Verhältnis der Länge zur Höhe (182 : 136) hervor; in den andern Ansichten aber das Verhältnis der Länge zur Breite (182 : 161) oder das Verhältnis der Breite zur Höhe (161 : 136). Begreiflich also, daß diese vier Ansichten die kugelige Form stärker zur Anschauung bringen müssen. Ein Blick auf die von KUPFFER und HAGEN gewonnenen photographischen Aufnahmen dieser Ansichten bestätigt das auch.

Es würde seltsam sein, wenn der Gedanke an die verschiedene Fähigkeit der Raumausnutzung verschieden gestalteter Schädel nicht schon lange und wiederholt ausgesprochen worden sein sollte.

Auf diesen Punkt gerichtete Nachforschungen haben ergeben, daß allerdings entsprechende Ansichten schon geäußert und selbst bestritten worden sind. Soweit ich es bis jetzt übersehen kann, gebührt W. KRAUSE[1] das Verdienst, auf dieses Verhältnis zuerst hingewiesen zu haben, indem er hervorhebt, ein brachycephaler Schädel umschließe bei gleicher Oberfläche einen größeren Raum als ein dolichocephaler, weil jener sich der Kugel mehr nähere. Diese Ansicht fand teils Beifall, teils Widerspruch; letzteren zuerst von seiten KUPFFERS in der von ihm und HAGEN gelieferten Beschreibung des Schädels von KANT.

KUPFFERS Einwendung geht von dem Satze aus, daß der

[1] Lehrbuch der Anatomie. III. Bd. 1880. S. 11. — Siehe auch CALORI, Memorie dell' academia di scienze di Bologna. 1871. T. X.

Digitized by Google

Europäerschädel, wenn er sich vergrößere, weniger auf die Gewinnung einer Kugelform ausgehe, als auf größere Breite, selbst unter Verminderung der Höhe.

Es ist gegenwärtig nicht schwer, zu der Einwendung von KUPFFER Stellung zu nehmen. Schädel und Gehirn der Affen, die Schädel der Neandertalgruppe sind seitdem weit genauer bekannt geworden, als es noch vor einem Vierteljahrhundert der Fall war. Und es hat sich ergeben, daß schon der Neandertaler Schädel gegenüber den Anthropoiden einen bedeutenden Zuwachs an Höhe gewonnen hat. Während aber der Neandertaler Schädel auf die wichtige, Großhirn und hintere Hirnabteilungen scheidende Nasion-Inionlinie bezogen, eine Höhe von nur 88 mm erreicht hat, zeichnet sich der Schädel von KANT durch eine auf die gleiche Richtungslinie bezogene Höhe von 114 mm aus, wie oben gezeigt worden ist. Der Gewinn an Höhe ist also ein sehr bedeutender (Taf. XIV). Auf die Basallinie bezogen, hat der Schädel von KANT sogar eine Höhe von 135 mm, vom Basion aus gemessen eine solche von 136 mm. Wie sich in dieser Hinsicht der Neandertaler Schädel verhalten würde, wissen wir nicht, da die basalen Schädelteile fehlen. So viel aber ist gewiß, daß er, auch mit Beziehung auf die Basallinie gemessen, weit unter der Höhe des Schädels von KANT zurückbleiben würde.

Die Einwendung von KUPFFER trifft hiernach nur eine Angelegenheit von sekundärer Bedeutung. Denn der Schädel von KANT und alle ihm ähnlichen Schädel haben sich durch den Zuwachs an Höhe und Abnahme an Länge tatsächlich der Kugelform genähert.

Nun zeichnet sich der Schädel von KANT auch durch eine ungewöhnliche größte Breite aus (161 mm). Bedeutet zwar auch dieser Zuwachs eine Annäherung an die Kugelform, so übertrifft doch die Breite die Höhe; letztere wird dadurch zugleich relativ kleiner, obwohl sie absolut groß bleibt. Nun wäre aber die Forderung offenbar zu weitgehend, es solle, da die Breite ungewöhnlich groß ist, auch die Höhe ungewöhnlich groß werden. Vielmehr tritt hier zu größerer Breite geringere Höhe. Insoweit also kann man KUPFFER beistimmen, ohne einen Widerspruch auf jenem andern primären Gebiete zuzulassen, welches sich auf die Annäherung des Schädels von KANT an die Kugelform bezieht.

Die Vorteile, welche mit der Annäherung des Schädels und des Gehirns an die Kugelform verbunden sind, erscheinen mir vielmehr so groß, daß ich in ihnen sogar ein Motiv für die Natur erblicken muß, langgestreckte, schmale und niedrige Schädel- und Hirnformen

Digitized by Google

allmählich der Kugelform sich nähern zu lassen. Diese würde hiernach also als die Zukunftsform angesehen werden können; eine Ansicht, die, auf andrer Grundlage stehend, schon mehrfach ausgesprochen worden ist.

d. Aufsteigende Formverwandlung.

Der Schädel vom Neandertal hat eine Nasion-Inionlänge, welche die des Schädels von KANT um nicht weniger als 40 mm übertrifft. Sollte sich der Versuch nicht lohnen und rechtfertigen lassen, zu prüfen, bis zu welchem Grade der Medianbogen des Neandertaler Gewölbes dem Medianbogen des Schädels von KANT dadurch angenähert werden könne, daß die Spannweite des flacheren Bogens (d. i. die Nasion-Inionlinie des Neandertaler Schädels) in die Spannweite des höheren Bogens (d. i. in die Nasion-Inionlinie des Schädels von KANT) an geeignetem Material übergeführt wird?

Mit einem Drahtmodell war ein solcher Versuch unschwer auszuführen und mußte zu dem gewünschten Ziel führen. Geglühter Eisendraht von 1,5 mm Durchmesser erwies sich als passendes Material. Er läßt sich leicht in die Formen bringen, welche als Ausgangsstufen vorliegen, und besitzt genügende Elastizität, um eine Verkürzung der Spannweite sich am ganzen Bogen aussprechen zu lassen.

So wurde also aus Eisendraht ein Bogen geformt, welcher in seiner Länge und seinen Krümmungsverhältnissen genau dem Medianbogen des Neandertaler Schädels entsprach, soweit sich dieser vom Nasion bis zum Inion hin ausdehnt.

Sodann ward auf ein Blatt Papier, wie es auf Taf. XIV gesehen wird, sowohl der Medianbogen des Neandertalers als auch des Schädels von KANT mit der Orientierung auf die Nasion-Inionlinie aufgezeichnet und mit dem Versuch begonnen.

Zu diesem Zweck wurde jetzt der Drahtbogen des Neandertalers zur Hand genommen, mit seinem Nasion auf das Nasion der Zeichnung, mit seinem Inion auf das Inion der Zeichnung gepaßt. Das Inion des Drahtbogens aber ward nunmehr von i' nach i vorgeschoben, unter Festhaltung seines Nasionendes auf dem Nasionpunkte der Zeichnung. Sogleich hob sich dabei das Gewölbe des Drahtbogens. Er nahm die Form des Bogens $N'N'$ der Zeichnung an. Mit Bleistift wurde dieser neue Bogen auf dem unterliegenden Papier nachgezogen, der Drahtbogen abgehoben und hiermit der Versuch beendigt, der als gelungen bezeichnet werden mußte.

Digitized by Google

Wie verhält sich der neue, umgewandelte Neandertalbogen $N'N'$ zu dem alten, mit NN bezeichneten? wie zu dem Bogen von KANT?

Verfolgt man die Bahn des neuen Bogens $N'N'$ von ihrem Beginn bei i bis zu ihrem Ende bei n, so sieht man den neuen Bogen eine Strecke weit mit dem Bogen K fast gleichlaufend auf-rückwärts ziehen, bis zu dem Punkte, welcher von i in gerader Linie gegen 20 mm entfernt ist. Von da an trennt sich der Bogen N' von K und gelangt, auf-vorwärts steigend, zu s, dem Kreuzungspunkt des neuen mit dem alten Bogen. Bis zu dem Punkt s erstreckt sich zugleich das Verlustfeld des alten Bogens. Denn wir sehen es eingenommen von dem ungleichseitigen Dreieck $ii's$. Die Linie ii' (40 mm lang) ist die Basis dieses Dreiecks. Seine Spitze ist stark nach vorn übergebogen. Von beiden Seitenlinien ist die kürzere (is) konkav, mit 90 mm gerader Länge; die längere aber ($i's$) konvex, mit 110 mm gerader Länge. Diese gehört dem alten, jene dem neuen Bogen an.

Jenseits der Kreuzungsstelle s liegt die große sichelförmige Gewinnfläche des neuen Bogens, deren äußere konvexe Grenzlinie dem neuen Bogen angehört, während die konkave innere Grenzlinie vom alten Bogen gebildet wird. Die Gewinnfläche beginnt spitz bei s, erreicht in der Bregmagegend ihre größte Breite mit 17 mm und verschmälert sich darauf, um, unter starker Zuspitzung in der Augenbrauengegend, vom Nasion zu endigen.

Das Gewinnfeld des neuen Bogens hat hiernach eine ganz andre Form als das punktförmig bei s angrenzende, hinter ihm gelegene Verlustfeld. Ihrem Flächeninhalte nach sind beide jedoch annähernd gleich, wie die gewogenen Papierausschnitte zeigen.

Durch das Abwerfen des Verlustfeldes und die Annahme des Gewinnfeldes hat der neue Medianbogen jede Ähnlichkeit mit dem Neandertaler Bogen verloren. Er ist zu dem Medianbogen eines recenten Schädels geworden, ohne jedoch den Medianbogen des Schädels von KANT zu erreichen.

Welches ist das Verhältnis des neuen Bogens zu jenem von KANT? Anfangs, von i bis e, laufen beide Bogen, wie schon erwähnt, fast gemeinsam auf-rückwärts. Bei e aber trennt sich der neue Bogen N' von K und bleibt bis zu seinem Ende, bei n, von ihm in mehr oder weniger großem Abstand geschieden. Bald oberhalb e stehen beide Linien, N' und K, 10 mm voneinander ab; jene liegt innen, diese außen. Langsam wächst der Abstand beider Linien bis zu 16 mm in der Scheitelhöhe an, vermindert sich sodann

Digitized by Google

bis auf 7 mm in der Bregmagegend, um im Bereich der größten Stirnwölbung noch einmal 11 mm zu erreichen. Weiter abwärts nähern sich beide Linien immer mehr und treffen endlich bei *n* zusammen.

Der Medianbogen von KANT überragt hiernach vom oberen Occipitalgebiete bei *e* an bis zum nasalen Gebiete den umgeformten Neandertaler Bogen *N'* und umschließt mit ihm ein langgestrecktes, sichelförmiges Feld von eigentümlicher Bedeutung; denn es ist der Ausdruck der geometrischen Überlegenheit des KANTschen Medianbogens über den Medianbogen des umgewandelten Neandertalers.

Wie verhält sich die Höhe des umgewandelten Neandertaler Bogens? Taf. XIV zeigt die an der Höhe vorgekommenen Änderungen in graphischer Darstellung. Fassen wir die beiden Bogen *N* und *N'* in das Auge, so nehmen wir wahr, daß die Höhe des verwandelten Neandertaler Schädels um 12 mm zugenommen hat; denn sie ist von 88 mm, der auf die Nasion-Inionlinie bezogenen Höhe des wahren Neandertaler Schädels, auf 100 mm gestiegen. Die Höhe des Schädels von KANT wird aber durch diese Zunahme keineswegs erreicht, denn diese beträgt 114 mm und überragt jene also noch um 14 mm, d. i. um einen größeren Betrag, als sie selbst zunahm.

Dabei hat sich die Lage des höchsten Punktes des umgeformten Neandertaler Gewölbes geändert. Denn dieser Punkt ist um mehr als 20 mm nach vorn gerückt von der Linie, welche auf Taf. XIV mit 88 bezeichnet ist, zu jener, welche die Zahl 100 trägt. Zugleich ist die Lage des Bregma beträchtlich weiter nach vorn und oben gewandert.

Der zwischen den beiden genannten Höhenlinien befindliche Raum wird durchschritten von der Höhenlinie des Schädels von KANT, nicht ganz in der Mitte, sondern etwas näher der Höhenlinie des wahren Neandertalers.

Gibt es recente Schädel, welche bei der gleichen Behandlung von dem umgewandelten Neandertaler Bogen (*N'*) erreicht werden? Es gibt solche, weibliche und männliche; mir selbst sind solche bekannt geworden. Ja, es kommen sogar welche vor, die von dem umgewandelten Neandertaler Bogen überschritten werden und hinter diesem also zurückbleiben.

Digitized by Google

e. Absteigende Formverwandlung.

Aufgabe dieses Versuches ist, den Medianbogen des Schädels von KANT, soweit es möglich ist, auf den Medianbogen des Neandertalers zurückzuführen. Um diesen rückläufigen Weg zu betreten, muß man sich ein Drahtmodell verfertigen, welches den Medianbogen des Schädels von KANT genau nachahmt. Das gleiche Blatt Papier, welches die Zeichnungen der Schädel von KANT, vom Neandertal, sowie dessen Verwandlungsbogen bereits trägt, findet für den neuen Versuch Benutzung.

Das Nasion des neuen Drahtmodells, welches den Medianbogen von KANT darstellt, wird nunmehr auf das Nasion der Zeichnung, ebenso das Inion des Drahtmodells auf das vordere Inion der Zeichnung (i) gepaßt. Sodann findet die Reckung des Drahtmodells statt, indem dessen Inionende von i nach i' übergeführt wird. Der Bogen des Drahtmodells sinkt infolgedessen nieder und nimmt die Lage der Bogenlinie $K'K'$ an. Diese ist mit Bleistift der neuen Bahn des Drahtmodells nachgezogen worden. Hiermit war der Versuch beendigt; der von der Zeichnung abgehobene und entspannte Drahtbogen kehrte in seine frühere Form zurück, ohne sie ganz zu erreichen.

Geht man auf der Zeichnung der Bahn des neuen Bogens $K'K'$ nach, so nimmt man wahr, daß er in der Gegend des hinteren Inion (i') eine kleine Strecke weit mit dem wahren Neandertaler Bogen gemeinsam nach oben-hinten verläuft, bis er bei 0 diesen verläßt und sogleich einen ansehnlichen Abstand von ihm gewinnt. In langem Zuge vor-aufwärts verlaufend, gelangt er sodann an den Punkt s', kreuzt sich hier mit dem wahren Medianbogen von KANT und nimmt fernerhin seinen Weg einwärts von diesem und weit von ihm abstehend bis in die Augenbrauengegend. Erst hier neigen sich beide Bogen rascher gegeneinander und fließen in der Nähe des Nasion zusammen.

Vergleicht man den zur Neandertaler Spannweite gereckten Bogen $K'K'$ mit dem wahren Bogen von KANT, KK, so ergibt sich, daß der Punkt s', die Kreuzungsstelle beider Bogen, ein vorderes von einem hinteren Felde scheidet. Beide sind von Teilen beider Bogen eingefaßt. Das hintere Feld, zwischen den Punkten s', i und i' gelegen, ist ein Dreieck, hat die Gerade ii' zur Basis, die Linien is' und $i's'$ zu Seiten. Diese ist konvex, jene konkav, jene 126, diese 108 mm in gerader Linie lang, während die Basis

Digitized by Google

40 mm Länge hat. Der basale, breite Teil des Dreiecks neigt sich im Aufsteigen etwas rückwärts, der ausgedehnte Spitzenteil des Dreiecks aber bogenförmig vorwärts. Dieses Dreieck bezeichnet den Gewinnanteil, welchen bei der Umformung der neue Bogen der Medianfläche des wahren Schädels von KANT zubringt. Es sei daher das Gewinnfeld genannt.

Vor *s'* hingegen dehnt sich das langgestreckte, sichelförmige, bis zu *n* reichende Verlustfeld aus, eingefaßt von den Bogenteilen *s' K n* und *s K' n*. Seine größte Breite erreicht es vor der Scheitelhöhe, mit 15 mm. Sehr langsam nimmt stirnwärts die Breite dieses Feldes ab. In der Gegend der stärksten Frontalwölbung, bei *fw*, beträgt die Breite noch 10. Von hier aus erfolgt raschere Verminderung, bis in der Nähe von *n* der Zusammenfluß statthat.

Vergleicht man den ganzen neuen Bogen *n K' K' i'* mit dem ganzen Bogen *n K K i*, so zeigt es sich, daß der auf die Spannweite des Neandertalers gebrachte und verwandelte neue Medianbogen von KANT dem Neandertaler Bogen sich in seiner ganzen Gestaltung beträchtlich genähert hat. Es ist ein hoher neandertaloider Schädelbogen daraus geworden. Eine vollständige Erreichung des Neandertalers aber hat keineswegs stattgefunden.

Die auf die Nasion-Inionlinie bezogene Höhe des wahren Medianbogens von KANT beträgt, wie auf Taf. XVII vermerkt ist, 114,5 mm; die Höhe des neuen Bogens dagegen ist 104 mm; um 10,5 mm ist der wahre Medianbogen von KANT also höher, als der verwandelte, dieser um ebensoviel niedriger.

Vergleicht man den verwandelten Medianbogen von KANT, *n K' K' i'* mit dem wahren Neandertalbogen *n N N i'* genauer, so ziehen beide Bogen von *i'* gemeinsam zu dem benachbarten Punkte *o*. Von hier an weichen beide Bogen rasch auseinander und bleiben in ansehnlichem Abstand voneinander getrennt bis zum Nasion. Erst abwärts von der Gegend der höchsten Stirnwölbung neigen sie sich rascher zu und verbinden sich am Nasion. Hinter der Scheitelhöhe erreicht der Abstand sein Maximum, mit 17 mm; in der Gegend des Bregma beträgt er 11 mm; an der größten Stirnwölbung erfolgt ein Steigen auf 12 mm; von da an nähern sich beide Linien immer mehr.

Der wahre Neandertaler Medianbogen wird infolgedessen vom Punkte *o* an bis zum Nasion von einer langen und breiten Sichel überlagert; die ansehnliche Fläche dieser Sichel ist der Ausdruck

Digitized by Google

der geometrischen Überlegenheit des Schädels von KANT über den Neandertaler, soweit sie sich im Medianschnitt auszuprägen vermag.

Die gleiche Überlegenheit wird in andrer Form ausgedrückt durch das Feld $s''' b N n$, $s''' s' K n$ minus $s''' i i'$. Das Gleiche besagt auch das Feld $e s''' s' K n$, $e N' s s'' N' n$, welches schon oben Erwähnung gefunden hat.

Die Höhe des Neandertaler Schädeldaches beträgt, wie Taf. XIV zeigt, 88 mm. Die Höhe des gereckten Medianbogens von KANT hingegen 104 mm; um 16 mm übertrifft folglich der neandertaloid gewordene, gereckte Medianbogen von KANT noch die Höhe des Neandertalers; um ebensoviel bleibt dessen Höhe gegen jenen zurück.

Gegen den wahren Medianbogen von KANT gehalten, hat der gereckte 10,5 mm an Höhe verloren, 40 mm aber an Länge gewonnen.

f. Vergleichung der beiden verwandelten Bogen.

Die beiden verwandelten Medianbogen $N' N'$ und $K' K'$, welche teils außerhalb, teils innerhalb, teils zwischen den beiden Hauptbogen $N N$ und $K K$ dahinziehen und welche durch Verminderung der Spannweite des einen ($N N$) und durch Vermehrung der Spannweite des andern ($K K$) erzeugt worden sind, zeigen ein so eigentümliches Verhalten zueinander, daß sie die Aufmerksamkeit von neuem zu fesseln imstande sind.

Zwischen beiden verwandelten Bogen, welche auf Taf. XIV durch ihre Darstellung in gestrichelten Linien leicht von den Hauptbogen unterschieden werden können, findet nämlich auf ihren Bahnen eine zweimalige Kreuzung statt. Die eine Kreuzungsstelle liegt bei x, in der Gegend der stärksten Frontalwölbung, die andre bei s'', in der Gegend der Scheitelhöhe.

Am vorderen Fußpunkt, bei n, treffen die beiden verwandelten Bogen zusammen, am hinteren Ende aber sind zwei Fußpunkte vorhanden, das vordere und das hintere Inion (i, i'); hier liegen die beiden Fußpunkte 40 mm auseinander.

Vom vorderen Fußpunkt n aufsteigend, bleiben beide Bogen einander sehr nahe und fassen ein schmales, wellenförmig gebogenes, spindelförmiges Feld zwischen sich, das eine Breite von kaum 2 mm hat.

Nach geschehener Kreuzung bei x treten beide Linien weiter auseinander, gewinnen einen größten Abstand von 6 bis 7 mm und nähern sich darauf wieder, um bei s'' zur zweiten Kreuzungsstelle zu gelangen. Das zweite spindelförmige Feld, das von ihnen

Digitized by Google

eingeschlossen wird, ist leicht nach oben konvex, nach unten konkav und hat eine gerade Länge von nahezu 90 mm, während die gerade Länge des ersten Feldes gegen 55 mm beträgt.

Hinter der zweiten Kreuzungsstelle (s'') folgt nunmehr ein mächtiges, mit dem Spitzenteil nach vorn gebogenes Dreieck, dessen gerade Basis zwischen i und i' liegt und 40 mm lang ist, während die vordere konkave Seitenlinie in gerader Richtung 122 mm, die hintere konvexe Seitenlinie dagegen 148 mm Länge besitzt.

Hält man die Bedeutung des K'- und des N'-Bogens auseinander, so wird man bald gewahr, daß die Flächen der kleinen vorderen Spindel und des gewaltigen hinteren Dreiecks zusammengehören und eine Summe darstellen, von welcher die negative Fläche der zweiten Spindel (x, s'') abgezogen werden muß. Tut man das, so ist der große Rest nichts andres, als wiederum der Ausdruck der geometrischen Überlegenheit des Medianbogens von KANT gegenüber dem Neandertaler.

Rückblick.

Wenn auf den vorhergehenden Seiten in eingehender Weise von vor- und von rückwärts schreitender Verwandlung der Medianbogen von zwei Schädeln die Rede war, so ist klar, daß das Wort »Verwandlung« hier zunächst nur im geometrischen, nicht im morphologischen Sinn gemeint sein konnte. Denn die wirklich vorgenommenen Verwandlungen sind alle zustande gebracht worden mit Drahtmodellen, durch Verkürzung oder Verlängerung der Spannweiten ihrer Bogen.

Freilich sind diese Bogen den wahren Medianbogen der Schädel von KANT und vom Neandertaler genau nachgebildet und die Veränderung der Spannweite entspricht genau dem Unterschied in den Längen der Nasion-Inionlinien beider Schädel.

Die Natur bedient sich jedoch in ihrem Schaffen andrer Mittel zur Verkürzung oder Verlängerung von Spannweiten, als es hier geschehen ist. Ihre Mittel sind weit komplizierter; was aber vermöchte sie nicht mit diesen zu erreichen! Die hier geschilderten Versuche können daher nur den Wert eines Symbols beanspruchen.

Was haben sie erreicht?

Der Versuch mit aufsteigender Verwandlung hat dargetan, daß der Medianbogen des Neandertaler Schädelbruchstückes durch Verkürzung seiner Spannweite auf den Medianbogen von KANT in diesen zwar nicht vollständig übergeführt werden kann; daß ein großer

Digitized by Google

Rest zugunsten von KANT verbleibt. Aber der Medianbogen des verwandelten Neandertalers hat sich doch beträchtlich erhöht und hat nunmehr den Typus eines recenten Schädels gewonnen; er ist kein Neandertaler mehr.

Anderseits hat der Versuch mit rückläufiger Verwandlung gezeigt, daß der Medianbogen von KANT allein durch Vergrößerung der Spannweite auf die des Neandertalers keineswegs in den Medianbogen des Neandertalers übergeführt werden kann; aber der neue Bogen kommt dem Neandertaler durch bedeutende Höhenabnahme und gleiche Länge doch um eine ansehnliche Strecke entgegen; denn der Medianbogen von KANT ist durch die vorgenommene Reckung zu einem neandertaloiden Typus zurückgebracht.

Es gibt jedoch recente Schädel, niedriger als der von KANT, weibliche und männliche, welche durch Reckung ganz oder fast ganz neandertalgleich gemacht werden können, soweit der Medianbogen, ein wichtiger Bogen, in Frage kommt.

Dies alles wird erreicht durch ein Ab oder Zu von 38—40 mm Spannweite.

Verkürzt sich an einem langen Schädel die Länge und steigt die Höhe, so nähert er sich mehr und mehr der Kugelform. Der Schädel von KANT, schon von KUPFFER überbrachycephal genannt, und dem Neandertaler an Höhe bedeutend überlegen (114,5 gegen 88 auf die Nasion-Inionlinie bezogen), ist ein schönes Beispiel für diesen Typus. Die kugelige Form hat den Vorteil der besten Ausnutzung des Raumes mit allen Folgen. Jener Vorteil kann als ein Motiv betrachtet werden, durch welches die Natur der kugeligen Form des Schädels und des Gehirns entgegenstrebt.

Es könnte jemand die Ansicht aufstellen, der Schädel von KANT sei brachycephal einfach durch Vererbung; seine Vorfahren — in Schottland und Nürnberg — seien brachycephal gewesen. Damit aber ist die Hauptfrage nicht beantwortet, sondern nur verlegt; denn diese lautet: Woher stammt die erste Brachycephalie?

Dorpat, Januar 1906.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildung.

Tafel XIV.

Die Taf. XIV enthält die Medianumfänge von zwei Schädelgewölben, deren eines dem Schädel von IMMANUEL KANT, das andre dem Neandertaler angehört. Mit gestrichelten Linien sind zwei von jenen abgeleitete Medianumfänge gezeichnet. Alle vier Bogen sind auf die Nasion-Inionlinie orientiert. Für das Gewölbe von KANT ist auch die seiner Schädelbasis entsprechende Basallinie beigefügt, die zu jener in einem Winkel von 15° steht.

K K der Medianbogen des Schädels von KANT.
N N der Medianbogen des Neandertaler Schädels.
n Nasion; *b* Basion; *i* Inion des Schädels von KANT; *i'* Inion des Neandertalers;
fw Gegend der stärksten Frontalwölbung des Schädels von KANT;
unteres *b* Bregma des Neandertalers; oberes *b* Bregma des Schädels von KANT;
m Gegend des Medianbogens der Glabella; *ml* Glabellavertikale zur Richtungslinie;
ow Gegend der oberen Occipitalwölbung des Schädels von KANT;
l l Länge des Schädels von KANT, auf die Nasion-Inionlinie bezogen;
l' l' Länge desselben Schädels, auf die Basallinie bezogen;
x, s'', s', s''', s, e Kreuzungsstellen der vier Medianbogen;
o Trennungs- oder Verbindungsstelle zweier Bogen;
K' K' der durch Reckung auf die Spannweite des Neandertaler Bogens gebrachte, aus Draht geformte Medianbogen von KANT;
N' N' der auf die Spannweite des Medianbogens von KANT verkürzte, aus Draht geformte Medianbogen des Neandertalers.

Die vordere Vertikale *l' fw* dient zur Längenmessung des Schädels von KANT; ebenso die hintere Vertikale *l' ow*; die zu ihnen gehörige Richtungslinie ist die verlängerte Basallinie *nb*.

Die vordere Vertikale *l* und die hintere Vertikale *low* dienen ebenfalls zur Längenmessung des Schädels von KANT, bezogen auf die richtende Nasion-Inionlinie.

In der mittleren Gegend der Figur sind fünf Senkrechte gezogen; sie alle sind Höhenlinien. Eine von ihnen, mit der Zahl 135 versehen, ist die Höhenlinie des Schädels von KANT, bezogen auf die Basallinie. Die vier andern Höhenlinien sind sämtlich auf die Nasion-Inionlinie orientiert.

Die Höhenlinie mit der angeschriebenen Zahl 88 gehört dem Neandertaler Schädel an.

Die Höhenlinie mit der Zahl 114,5 gehört zum Schädel von KANT.

Die Höhenlinien mit den Ziffern 100 und 104 beziehen sich auf den verkürzten Schädel des Neandertalers und auf den gereckten Medianbogen von KANT.

Digitized by Google

Fehlen der Pleurahöhlen beim indischen Elefanten.

Von

J. E. V. Boas,

Kopenhagen.

Im Jahre 1890 hatte ich Gelegenheit, der Obduktion eines jungen indischen Elefanten beizuwohnen, welcher in einem Kopenhagener Zirkus gestorben war. Zu meiner großen Überraschung sah ich, daß eine Pleurahöhle völlig fehlte, indem die Lungen überall durch Bindegewebe an die Brustkastenwand angelötet waren. Die Lungen waren gesund, und deren Verbindung mit der Wand machte gar nicht den Eindruck, eine pathologische zu sein. Ich suchte dann in der Literatur nach und fand folgendes, was auf diese Frage Bezug hatte. VULPIAN und PHILIPEAUX[1] teilen 1856 in einer Abhandlung über Herz und Lungen des Elefanten (Art nicht angegeben) mit, daß »Les deux poumons étaient adhérents dans presque toute leur périphérie: dans quelque points limités la plèvre viscerale et la plèvre parietale n'etaient point réunies. Les adhérences étaient assez difficiles à rompre«. Inwieweit die französischen Verfasser das Verhältnis als normal oder pathologisch aufgefaßt haben, geht aus diesen Bemerkungen nicht hervor. MOJSISOVICS, welcher ebenfalls über die Anatomie des Elefanten, und zwar des afrikanischen, Mitteilungen veröffentlicht hat, macht die Bemerkung[2], daß ein von ihm untersuchtes junges Exemplar »die deutlichen Spuren einer Pleuritis adhaesiva« aufweist; er faßt also die Verbindung der Lungen mit der Brustwand, welche offenbar auch hier vorhanden gewesen, als eine pathologische auf. Die einzigen Verfasser — soweit

[1] Note s. l. cœur, la foie et l. poumons d'un Elephant. in: Ann. d. scienc. nat., Zool., 4. sér. t. 5. 1856. pag. 183.

[2] Nachtr. zur Anatomie von Loxodon africanus. in: Mitth. des naturw. Vereins für Steiermark. 1883. S. 171.

Digitized by Google

ich gefunden habe — welche sich derartig ausdrücken, daß man zunächst annehmen muß, daß sie das Verhalten als normal auffassen, sind MIALL und GREENWOOD[1], welche von dem indischen Elefant sagen, daß »The visceral and parietal layers of the pleura are closely connected together by matted elastic tissue«, merkwürdigerweise ohne hervorzuheben, daß es sich hier um etwas Eigentümliches, oder gar einzig Dastehendes handelt.

Das Verhältnis ist in der Tat normal, jedenfalls beim indischen Elefant. Außer dem ersterwähnten indischen Elefant habe ich später noch Gelegenheit gehabt, den Thorax von zwei andern Exemplaren derselben Art zu untersuchen. Bei beiden waren die Verhältnisse mit denjenigen des ersterwähnten Exemplars identisch. Das eine war ein alter weiblicher Elefant, welcher in dem hiesigen zoologischen Garten vor mehreren Jahren starb (soweit ich mich erinnere an einem Darmleiden); das andre war ein junges Weibchen, welches ich vor einigen Jahren lebend erhielt, weil es wegen einer Luxation des Hüftgelenks getötet werden sollte, während es sonst vollkommen gesund war. Das letzte Exemplar konnte ich in aller Bequemlichkeit und sehr genau untersuchen. Ich fand wieder bei demselben, daß die Pleurahöhle vollständig fehlte und daß die Lungen überall mit der Brustwand durch Bindegewebe verbunden waren. Ebenso war der Herzbeutel mit dem Zwerchfell und mit den Lungen durch Bindegewebe verbunden. Dagegen lag das Herz wie bei andern Säugetieren frei im Herzbeutel. — Das Bindegewebe, welches die Brustorgane verlötet, ist sehr dehnbar, weißlich, nicht gerade elastisch und enthält nur in spärlicher Menge elastische Fasern.

Schließlich sei noch bemerkt, daß Herr Prof. SCHMALTZ an der Veterinärhochschule Berlins mir bei einem Besuch in seinem Institut im Sommer 1905 mitteilte, daß bei einem von ihm vor kurzem secierten indischen Elefant die Pleurahöhle ebenfalls fehlte.

Nach alledem ist nicht daran zu zweifeln, daß wir hier einem dem *Elephas indicus*, wahrscheinlich der ganzen Elefantengattung, normalen Charakter gegenüberstehen.

---

[1] Anatomy of the Indian Elephant. in: Journal Anat. and Physiology. Vol. 13. pag. 44.

Digitized by Google

Form des Brustkorbes und Lagerung der Lungen im Brustkorbe beim indischen Elefanten.

Von

Georg Ruge.

Mit 3 Figuren im Text.

Dieser kleinen Mitteilung liegen Beobachtungen zugrunde, welche vor etwa zehn Jahren in Amsterdam angestellt worden sind. Im dortigen zoologischen Garten war ein weiblicher indischer Elefant wegen Wildheit getötet worden, welcher unserm Zoologen Max Weber für verschiedene Untersuchungen Dienste leistete und auch mir zur Aufnahme der Lagerung der Brustorgane zur Verfügung gestellt wurde. Ich wollte die Ausdehnung der Pleurahöhlen und die damit im Zusammenhang stehenden anatomischen Verhältnisse an Lungen, Herz und Thorax aufnehmen. Diesbezügliche anatomische Einrichtungen waren beim Elefanten so gut wie unbekannt, und es schien daher verlockend, bei günstiger Gelegenheit neue Ausblicke von einem mir vertrauten Gebiete aus zu gewinnen.

Sobald die Brusthöhle des Tieres von außen sowie von der Bauchhöhle aus zugänglich gemacht worden war, handelte es sich zunächst darum, die Stellung des Zwerchfelles festzustellen, um dann nach Entfernung der Verschlußmassen der Zwischenrippenräume die Grenzlinien beider Pleurasäcke von außen her aufnehmen zu können. Ich war überrascht, bei diesem Vorgehen an keiner Stelle in einen Abschnitt der Brusthöhle zu gelangen. Überall stieß ich auf reichentwickeltes, weißliches Gewebe, welches aber nirgends die Eigenschaften von pleuritischen festen Schwartenbildungen zeigte. Es erwies sich vielmehr überall als ein dehnbares, lockeres Bindegewebe, und zwar ohne jegliche Spuren krankhafter Veränderungen. In der Ventralgegend des Brustkorbes war das Bindegewebe überaus reichlich entwickelt, was mit der weiten Entfernung der Lungen von der Medianlinie zusammenhing. Beide Lungen waren allenthalben durch das Bindegewebe mit den Nachbarorganen fester verbunden. Dieser Umstand hatte zur Folge, daß das Zwerchfell in seiner Lage lange

Digitized by Google

erhalten blieb. Aber auch die schweren Lungen verharrten vermöge der Verwachsung mit der Innenwand des Brustkorbes in ihrer natürlichen Lage.

Es entstand während der Sektion allmählich die Überzeugung, daß die allseitige Verwachsung der Lungen mit der Nachbarschaft als normaler Befund aufzufassen wäre. Das Tier war gesund und wegen Wildheit getötet worden. Kein einziges Organ war erkrankt, und die Lungen vor allem waren kerngesund.

Die Tatsache, daß die Pleurahöhlen fehlten, war so eigenartig, daß der Wunsch, die Lage der Lungen genauer zu bestimmen, wuchs. Die schwierigen Verhältnisse, welche das unschiere Objekt erzeugte, wurden größtenteils überwunden und es gelang, einige wichtige anatomische Verhältnisse in dem Maße klar zu stellen, daß sie in eine Skizze, am Objekt aufgenommen, eingetragen werden konnten. Die Bestimmung verschiedener Maße erlaubte es, nachträglich etwas bestimmtere bildliche Darstellungen zu geben, wobei die Skelete der zoologischen Sammlungen zu Rate gezogen wurden.

Ich finde einen im Winter 1896 abgefaßten, druckfertigen kleinen Aufsatz vor, begleitet von einigen Figuren, welche jedoch erst im Entwurfe vorgelegen haben. Der Umstand, daß die Abbildungen nicht zurzeit haben fertiggestellt werden können, wird wohl die Ursache für das Invergessenheitgeraten des Aufsatzes gewesen sein. Ein Gespräch über anatomische Fragen mit J. E. V. Boas im vergangenen Sommer ist die Veranlassung, daß die früheren Beobachtungen heute veröffentlicht werden. Sie bestätigen zunächst, was Boas zuvor so anschaulich und überzeugend geschildert hat: das Fehlen der Pleurahöhlen beim indischen Elefanten. Diese Erscheinung drängte sich mir im Jahre 1895/96 um so lebhafter auf, als einige Jahre zuvor ein männlicher afrikanischer Elefant für gleiche Untersuchungszwecke bereits hatte dienen sollen. Das Tier war wegen eines Knochenleidens am 25. Mai 1891 getötet worden. Auch an ihm waren alle Organe gesund, aber die gesamten pleuralen Blätter trotzdem derartig innig untereinander verwachsen, daß das Bestreben, die Ausdehnung der Pleurahöhlen kennen zu lernen, als nutzlos aufgegeben wurde. Damals unterblieben weitere Nachforschungen, weil die Vorstellung, krankhafte Veränderungen hätten alle Spuren einer normalen Organisation ausgelöscht, wohl die vorherrschende geblieben war. Diese Vorstellung wich später der Annahme, welche Boas als die richtige erkannte und im vorhergehenden Aufsatze beschrieb. Ich konnte 1895 meine anatomische Beschreibung

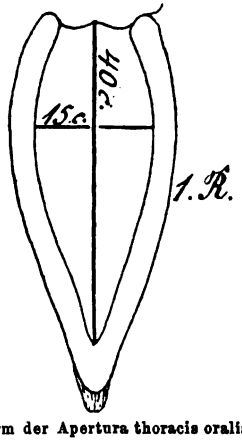
Digitized by Google

damit einleiten: »Es besteht, soweit es sich auch unter Berücksichtigung der Litteratur bis jetzt feststellen läßt, beim indischen Elefanten keine pleurale Höhle mehr. Es kann daher auch von keinen scharf gezogenen Grenzlinien der Pleurablätter mehr die Rede sein. Hierin äußert sich ein sehr abweichendes Verhalten des Elefanten von allen andern Säugetieren, welche bisher hierauf untersucht worden sind.«

Die Beobachtungen von Boas haben zu einem sicheren und gewichtigen Ergebnisse geführt. Dasselbe wird ja immerhin durch erneute Untersuchungen auf seine Richtigkeit weiterhin zu prüfen sein. Anatomische Nachforschungen an jugendlichen Exemplaren und an Embryonen versprechen weiteren Aufschluß über die Entwicklung der durchaus eigenartigen Zustände beim Elefanten. Die Bestimmung der Ursachen für den erlittenen Verlust der Pleurahöhlen bleibt als vornehmste Aufgabe bestehen. Hier werden leicht Hypothesen an Stelle tatsächlicher Begründungen gelangen können. Könnten wir verwandte Formen des Elefanten in den Kreis der Nachforschungen ziehen, so wäre die Aussicht, eindeutige Aufklärungen zu erhalten, größer.

Die folgenden Zeilen geben nun in allem Wesentlichen unverändert das früher über Thoraxform und Lage der Lungen beim indischen Elefanten Niedergeschriebene wieder.

Fig. 1.



Form der Apertura thoracis oralis.

Form des Brustkorbes.

Der Brustkorb ist im vorderen (oralen) Abschnitt durch eine starke Abplattung der Seitenwände gekennzeichnet. Er ist ganz vorn und ventral verjüngt, kielförmig gestaltet. Die Kielform kommt an der Apertura thoracis anterior (oralis) deutlich zum Ausdruck. Der größte Querdurchmesser befindet sich dorsalwärts und beträgt nicht mehr als 15 cm. Der dorso-ventrale Durchmesser erreicht hingegen die Länge von 40 cm (Fig. 1). Die 1. Rippe ist beinahe rechtwinklig zur Längsachse des Rumpfes gestellt. Die Kielform des Brustkorbes bleibt caudalwärts bis zum 7.—8. Rippenpaare und bis zum Hinterende des Brustbeines bewahrt. Der Querdurchmesser nimmt von hier aus im Verhältnis zur dorso-ventralen Ausdehnung in caudaler

Digitized by Google

Richtung sehr rasch und erheblich zu. So beträgt z. B. schon die größte Breite zwischen dem 7. Rippenpaare 80 cm, die Strecke zwischen Schwertfortsatz und Wirbelsäule aber nur 75 cm. Diese Maße beziehen sich auf senkrecht zueinander gestellte Durchmesser in einer frontalen Ebene.

Der aus knorpeligen Endstücken der Rippen gebildete freie Rand des hinteren Thoraxabschnittes steigt schwanzwärts vom 13. Rippenpaare an plötzlich zur Dorsalseite an. Die hinteren Rippen nehmen hierbei allmählich dorsal eine horizontale Lage ein und bedingen auf diese Weise eine beträchtliche Breitenzunahme des hinteren Brustkorbabschnittes. Die letzten Rippenpaare breiten sich von der Wirbelsäule horizontal in querer Richtung aus. Der hintere Abschnitt des Cavum thoracis empfängt zugleich durch eine dorsale Ausbiegung der Rippen Zuschuß an Inhalt. Eine beiderseitige dorsale Ausbuchtung ist durch die ventral vorspringende Wirbelsäule gut ausgeprägt.

Der verschiedene Verlauf der vorderen und hinteren Rippenpaare bringt es mit sich, daß, während erstere bei Seitenansicht des Brustkorbes in dorso-ventraler Ausdehnung ganz zu übersehen sind, die hinteren Rippen nur ihre lateralen Teile erkennen lassen. Die Dorsalstücke dieser Rippen werden von den Seitenstücken überragt, wodurch selbst die Dornfortsätze von außen her verdeckt bleiben.

Die Form des Brustkorbes empfängt durch die Maße der Wandungen einen Ausdruck. Die wichtigsten, kennzeichnenden Strecken sind zunächst die ventrale und die dorsale Wandausdehnung. Die ventrale Thoraxwand, durch das Brustbein gebildet, beträgt ohne Schwertfortsatz nur 57 cm, und von diesem kommen noch 10 cm auf den cranialwärts gerichteten, schnabelförmigen medianen Fortsatz des Manubrium sterni. Die Dorsalwand des Brustkorbes hat eine cranio-caudale Ausdehnung von 150 cm, so daß die Längen beider Wandungen sich etwa wie 1 : 3 verhalten. Zieht man hierbei noch in Betracht, daß ventraler und dorsaler Winkel der Apertura thoracis cranialis s. anterior ungefähr senkrecht übereinander sich befinden, so steht der nach hinten rasch erfolgende Übergang der Ventralwand in die Schenkel des Rippenwinkels mit den angegebenen Maßen gut im Einklange.

Der Brustkorb läßt demnach einen vorderen schmalen und einen hinteren, namentlich in der Dorsalregion sehr verbreiterten Abschnitt unterscheiden (man vgl. Fig. 2).

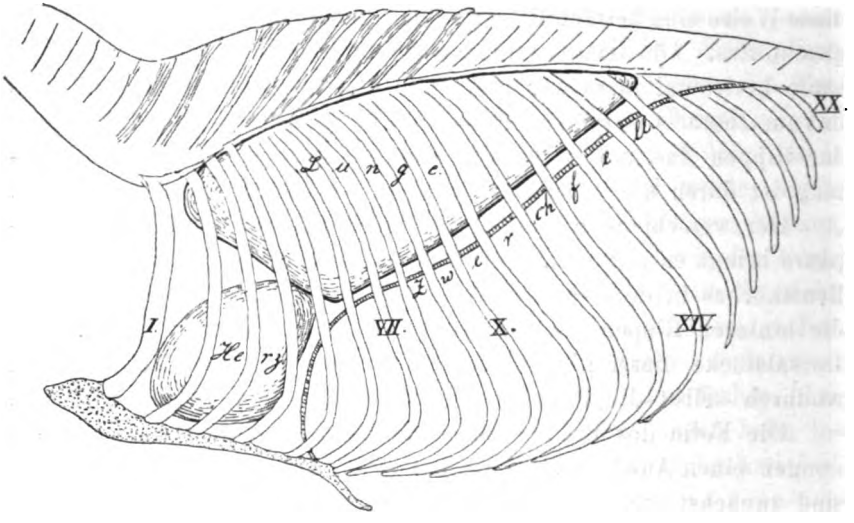
Zwanzig thoracale Wirbel schließen sich den typischen sieben Halswirbeln an. Von den 20 Rippenpaaren verbinden sich jederseits

Digitized by Google

nur sieben mit dem Brustbeine. Die knorpeligen Ventralstücke des 8.—14. Rippenpaares fügen sich je ihren vorderen Nachbarn innigst an. Auf diese sieben Rippenpaare folgen die letzten sechs, welche mit ihren ventralen Knorpelenden frei in den Bauchdecken als Costae fluctuantes endigen.

Das 8.—14. Rippenpaar bildet durch den gegenseitigen Anschluß aneinander gemeinsam mit dem Sternum eine feste Unterlage für

Fig. 2.



Linke Seitenfläche des Brustkorbes. Die Lage von Zwerchfell, linker Lunge und Herz ist in das Skelet eingetragen.

die Ränder der Apertura thoracis caudalis. Diese Rippen dürften früher einmal einen sternalen Charakter besessen haben. Der Beweis für diese Annahme läßt sich in strenger Weise nicht führen, da uns jedes Vergleichsobjekt fehlt und wir keine entwicklungsgeschichtlichen Zustände kennen. Für die Vertreter der Primaten würden wir jedoch die Deutung als zulässig erachten. Die Zahl von 14 sternalen Rippen wird bei Primaten noch angetroffen. Da, wo die Zahl sich verringert, bleibt zunächst die enge Anlagerung der vom Sternum losgelösten Rippen an die vorhergehenden Sternalrippen erhalten. Wir schließen daher von einem engen intercostalen Verbande der ventralen Rippenenden auf einen früheren sternalen Charakter der Rippen, und zwar mit um so größerem Rechte, als der Fall unbekannt ist, daß fluktuierende Rippen der Primaten mit ihren vorderen Nachbarn in sekundäre Verbindung treten.

Digitized by Google

Die Tatsache bleibt bedeutungsvoll, daß 14 Rippenpaare an dem fest gefügten, ventralen Thoraxabschnitte beim indischen Elefanten sich beteiligen, und daß diese 14 Rippen bei andern Abteilungen sternaler Natur sein können.

Die geringe Anzahl von nur sieben sternalen Rippen bei einem hohen Bestande von zwanzig Paaren ist durchaus bemerkenswert und kann nur als das Endergebnis eines Rückbildungsvorganges von andern Sternalrippen aufgefaßt werden. Variationen und ontogenetische Zustände müssen hier einmal zu Rate gezogen werden. Ich erblicke im Vorhandensein von sieben Sternalrippen eine hochgradige Umformung am Thorax des Elefanten. Sie zeigt uns den noch lebenden Vertreter der Proboscidier in ähnlicher Weise wie den Menschen am Ende einer Entwicklungsreihe stehend, deren Anfangsglieder einen größeren Reichtum sternaler Rippen besessen haben werden.

Der Besitz von nur sieben, mit den Ventralstücken vereinigten Rippen ist nach meiner Überzeugung der letzte Ausläufer eines großen Umwandlungsvorganges bei den Vorfahren des heutigen Elefanten. Dieser Reduktionsprozeß muß in seinem Ausgangspunkt das Vorhandensein von mindestens 14 Sternalrippen aufgewiesen haben.

Der Verlust der Pleurahöhlen und die aufgeführten Verhältnisse am Skelet sind Zeugnisse gewaltiger Umgestaltungen in dem Bau des Genus *Elephas*.

Die Längen der Rippenspangen nehmen vom 1. bis zum 14. Paare zu. Von hier an findet aber eine rasche Längenabnahme statt. Die 17. Rippe ist noch 70 cm lang. Die 18. Rippe mißt 55 cm, die 19. Rippe 45 cm; die 20. Rippe hat nur noch eine Ausdehnung von 16 cm.

Die 20. Rippe unterliegt beim indischen Elefanten denjenigen Schwankungen, welche wir bei andern Formen an den letzten Rippen kennen. Sie kann z. B. fehlen, wodurch der 20. »thoracale« Wirbel der Lendengegend anheimfällt.

Die Anzahl der thoraco-lumbalen Wirbel kann 24 oder 23 betragen. W. H. Flower vermerkt das Vorkommen von 1) 20 thoracalen und 3 lumbalen, 2) von 19 thoracalen und 5 lumbalen, 3) von 19 thoracalen und 4 lumbalen Wirbeln (s. Einleitung in die Osteologie der Säugetiere).

Pleurales Gewebe — Lappen der Lungen.

Pleurahöhlen bestehen nicht. Beide Lungen sind mit allen freien Flächen fest mit den benachbarten Wandflächen verwachsen.

Digitized by Google

Dieser Zustand bezieht sich auf die Facies costalis, die Facies phrenica sowie auf die Facies mediastinalis. Mit den pleuralen Grenzlinien fällt ein wesentlicher Faktor für eine genaue Lagebestimmung der Lungen fort.

Das Gewebe zwischen Lungen und Nachbarorganen ist bei immerhin fester Fügung dehnbar, welche Eigenschaft ihm durch Gehalt an elastischen Elementen zukommt. An verschiedenen Stellen, wo das Messer durch die Gewebsmassen vordrang, entstanden kleinere und größere Höhlungen im peripulmonalen Bindegewebe. Die Höhlungen besaßen hier und dort glatte Wandungen, so daß ich verschiedene Male glaubte, Teile der Pleurahöhle vor mir zu haben. Andernorts waren diese Höhlen im lockeren Gewebe von Bindegewebssträngen durchsetzt, welchen Zustand man bekanntermaßen auch in Schleimbeuteln anzutreffen pflegt.

Derartige Höhlungen waren zwischen Zwerchfell und Lungenbasis, sowie zwischen Facies costalis und seitlicher Thoraxwand gut entfaltet. Es ist vielleicht gestattet, diese Höhlen als Reste der Pleurahöhlen auszugeben.

Die Dicke des peripulmonalen (pleuralen) Bindegewebes war ansehnlich, so daß es oft Mühe kostete, vom Zwerchfell aus die Lungenoberfläche zu erreichen. Da die Lunge zusammengezogen war, befand sich das pleurale Gewebe in gedehntem Zustande, so daß die natürliche Dicke nicht bestimmt werden konnte.

Die thoracale Fläche des Zwerchfells und die Innenwand des Brustkorbes waren von einer etwa 3 mm dicken, gelblichen, elastischen Membran überzogen. Ähnliche elastische Häute zeichnen den Aufbau der Bauchdecken des Elefanten aus und nehmen der Muskulatur ohne Frage sehr bedeutsame Dienste ab.

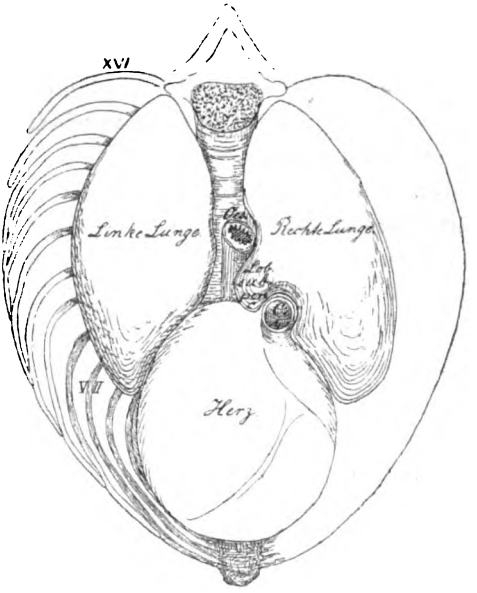
Es ist besonders hervorzuheben, daß der Gesamtzustand der Verwachsung der Lungen den Eindruck des völlig Normalen hinterlassen hat. Keinerlei pathologische Prozesse konnten an dem durch Kugeln zu Fall gebrachten Tiere wahrgenommen werden. Wir haben es daher mit dem ganz vereinzelt dastehenden Fall zu tun, in welchem der pleurale Teil der Leibeshöhle als Hohlraum oder als Spalte völlig verschwunden ist. Wir haben erwähnt, daß ein gleicher Zustand auch beim afrikanischen Elefanten bestanden hat.

Ein Zweifel am früheren Vorhandensein einer Pleuraspalte kann nicht bestehen, und es bleibt nur festzustellen, in welchen Zeiten der embryonalen oder außerembryonalen Entwicklung der Verlust der Höhle einzutreten pflegt.

Digitized by Google

Die Lungen haben durch die Verklebung mit ihrer Umgebung den Besitz von freien selbständigen Lappen eingebüßt. Eine jede Lunge stellt ein vollkommen einheitliches, kompaktes Organ dar. Es lassen sich aber noch Reste von Einschnitten, von der Oberfläche ausgehend, nachweisen: ein durch die Spitze gegen den Hilus gelegter Schnitt förderte ein derbes Bindegewebsblatt zutage, welches von der Oberfläche tief in das Organ eindrang, einen dorsalen von einem ventralen Abschnitt scharf scheidend. Der dorsale Teil gehörte einem Lobus superior, der ventrale einem Lobus inferior zu. Das Verhalten war auf beiden Seiten ein gleiches. Es deutete mit ziemlich großer Sicherheit auf ein früheres Bestehen einer freien Lappenbildung hin.

Fig. 3.



Lagerung der Organe im Brustkorbe. Ansicht von der Bauchhöhle aus, nach Entfernung des Zwerchfells.

Die rechte Lunge zeigt einen von ihrer Basis ausgehenden medialen Fortsatz (Fig. 3). Er schiebt sich medianwärts zwischen Herzbeutel und Zwerchfell ein. Dorsal von ihm liegt die Speiseröhre, ventral befindet sich die untere Hohlvene. Der Fortsatz verrät sich durch diese wichtigen Lagebeziehungen als der Lobus subpericardiacus (Lob. infracardiacus s. Lob. impar). Er ist als ein Überbleibsel eines solchen von verschiedenen Autoren richtig gedeutet worden (s. Aeby, Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. 1880. S. 49).

Die ersten Bronchi befinden sich beiderseits in ausgesprochen hyparterieller Lagerung. Chr. Aeby führt die Lungen des afrikanischen Elefanten aber unter denen auf, welche auf beiden Seiten mit eparteriellem Bronchialsystem ausgestattet sind (1880, S. 8 u. a. O.). Die großen Bronchien besitzen bis zum Hilus starre knorpelige Wandungen. Die Knorpelringe nehmen in der Lunge rasch an Mächtigkeit ab, und bald sind nur noch kleine Knorpelstückchen in den Wandungen der Luftwege fühlbar gewesen. Die dünner werdenden

Digitized by Google

Wandungen der Luftwege erhalten dem Aussehen und Gefühl nach die Eigenschaften von Gefäßen. Diese Verhältnisse stehen vielleicht in Wechselbeziehung mit den Veränderungen an der Oberfläche der Lungen.

Lage der Lungen (Fig. 2).

Sie weicht in mancher Beziehung von der Lagerung der Organe bei andern Säugetieren ab. Auf den Fig. 2 und 3 sind die wichtigsten Verhältnisse dargestellt.

Eine jede Lunge breitet sich neben der Wirbelsäule längs der Dorsalwand des Brustkorbes aus und erstreckt sich von hier aus über die Innenfläche der seitlichen Thoraxwand, erreicht aber etwa nur die Mitte dieser seitlichen Thoraxwand, und zwar geschieht dies in cranio-caudaler Richtung in durchaus ungleichmäßiger Weise. Die Lungen ragen am 5. Rippenpaare am weitesten ventralwärts herab. Wir sehen die ventralen Ränder der Organe von dieser Stelle aus sowohl kopf- als auch schwanzwärts gegen die dorsale Wandfläche des Brustkorbes gerichtet (vgl. Fig. 2). Die Lungenspitze liegt dem Vorderrande der 2. Rippe an. Der vordere ventrale Rand bestreicht also die Innenflächen der 2.—5. Rippe und erreicht die 5. Rippe etwa in der Mitte der dorso-ventralen Ausdehnung. Der ventral vom Lungenrande befindliche Rippenteil mißt bis zum Sternum 37 cm.

Von der 5. Rippe an liegt der caudalwärts sich erstreckende Ventralrand als Rand der Lungenbasis dem Zwerchfell an, von ihm durch das pleurale Gewebe getrennt. Der costale Rand der Lungenbasis zieht in dorso-caudaler Richtung über die Innenflächen der 6.—16. Rippen, erreicht am Köpfchen der 16. Rippe den entsprechenden Thoracalwirbel.

Der ventrale und der basale Rand einer jeden Lunge begrenzen gemeinsam mit dem vertebralen abgerundeten Rand ein dreieckiges Feld, dessen Basis mit der Wirbelsäule zusammenfällt. Der craniale und der caudale Winkel sind spitz. Der ventrale, durch den Ventral- und den Basalrand gebildete Winkel ist ein stumpfer.

Das ventrale, in cranio-caudaler Richtung ausgedehnte, sehr ansehnliche Feld der Innenfläche des Brustkorbes bleibt von der Berührung mit den Lungen ganz und gar ausgeschlossen. Es ist durch die Ursprungsflächen des Zwerchfells in ein vorderes und ein hinteres Gebiet getrennt. Das vordere Gebiet fällt in den Bereich der Brusthöhle; es erscheint von außen viereckig, nahezu rechteckig.

Digitized by Google

Es ist von der 1. Rippe, dem Brustbein, der Ursprungsfläche des Zwerchfells und dem Ventralrande der Lunge begrenzt.

Der gesamte Raum, welcher von diesen beiderseitigen, viereckigen Feldern der ventralen Thoraxwand, von dem Zwerchfell sowie von den flachen, mediastinalen Lungenflächen abgeschlossen wird, ist der Hauptsache nach durch das mächtige Herz ausgefüllt.

Das abdominale und hinter dem Ursprunge des Zwerchfells befindliche Feld der Innenwand des Thorax stellt bei Seitenansicht ein Längsoval dar, dessen Längsachse schräg liegt und in caudodorsaler Richtung ansteigt. Der von beiden hinteren, thoracalen Wandflächen sowie von den vier letzten thoracalen Wirbeln (16.—20.) umgrenzte Raum fällt der Bauchhöhle zu.

Die auf die Außenwand des Brustkorbes projizierte Ursprungsfläche des Zwerchfells ist von der Verbindungsstelle des Proc. ensiformis mit dem Corpus sterni dorsalwärts zur Mitte der 6. Rippe zu verfolgen. Hier biegt sie in caudaler Richtung ab, folgt dem freien Rande der Lungenbasis bis zur Wirbelsäule, welche zwischen den Körperteilen des 16. und 17. Segments erreicht wird.

Die senkrecht auf die Außenwand des Brustkorbes entworfenen Grenzlinien von Herzbeutel mit Inhalt treten uns auf Fig. 2 in einem dreieckigen Felde entgegen. Eine basale Seite hält sich in geringer Entfernung vom Zwerchfell, entfernt sich aber ventralwärts von ihm in der Weise, daß sie das Sternum im 3. Zwischenrippenraume schneidet. Die ventrale Seite des pericardialen Dreiecks dehnt sich längs des Brustbeines bis zum hinteren Rande der 1. Rippe aus. Das pericardiale Projektionsfeld überschreitet also die Lungenspitze in cranialer Richtung um ein geringes. Die obere Seite des pericardialen Projektionsfeldes ist von der 1. Rippe aus in dorsal konvexer Linie caudal- und dorsalwärts zu verfolgen, um, an der mediastinalen Lungenfläche weiter ziehend, den Übergang in den basalen Rand zu finden.

Zwischen 1. Rippe, ventralem Lungenrande und pericardialem Projektionsfelde liegt ein kleines, dreieckiges Feld. Seine Basis fällt mit der 1. Rippe zusammen. Es umwandet einen vordersten (cranialen) Abschnitt des Cavum thoracis, welcher durch die Apertura cranialis sich zum Halse hin öffnet. Dieser Raum ist durch Speiseröhre, Luftröhre, die großen Gefäße für Kopf, Hals und vordere Gliedmaßen ausgefüllt; er trennt Lungen und Herz voneinander.

Digitized by Google

ERNST SCHWALBE, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen, praktische Ärzte und Studierende. I. Teil. Allgemeine Mißbildungslehre (Teratologie). Eine Einführung in das Studium der abnormen Entwicklung. Jena 1906. M. 6.—

Mit einer allgemeinen Mißbildungslehre legt uns E. SCHWALBE den I. Teil eines größeren Werkes vor, dessen II. Teil die Doppel- und Mehrfachbildungen, dessen III. Teil die Einzelmißbildungen behandeln soll. Unter Mißbildung versteht der Verfasser eine während der fötalen Entwicklung entstandene Veränderung der Morphologie eines oder mehrerer Organe oder Organsysteme, die außerhalb der Variationsbreite liegt. Der Autor schaltet damit alle während des postfötalen Lebens sich einstellenden Entwicklungsstörungen aus.

Von vornherein stellt SCHWALBE sein Unternehmen auf breiteste Grundlage. Als Erkenntnisquelle für die Mißbildungslehre dient ihm die Pathologie, die Anatomie, vergleichende Anatomie, gewisse Gebiete der Anthropologie, die Entwicklungsgeschichte und Physiologie; auch klinische Gesichtspunkte kommen in Betracht. Die Aufgabe der Teratologie sieht der Verf. zunächst in einer genauen Erforschung und Darstellung des Vorkommenden mit dem Versuch einer Systematik, dann aber in der Feststellung der Teratogenie. Hierbei spielt die Vergleichung der Mißbildung mit den bekannten Stadien der normalen Ontogenese eine wichtige Rolle, sie gestattet die ontogenetische Periode festzulegen, innerhalb deren die Mißbildung zustande gekommen sein muß, die teratogenetische Terminationsperiode, wie SCHWALBE sich ausdrückt.

Von besonderer Bedeutung erscheinen für die Teratogenie die Feststellungen der experimentellen Teratologie. Dabei kommt es auf Schritt und Tritt zur Berührung mit den Ergebnissen und Fragestellungen der experimentellen biologischen Forschung, die, wie in einer historischen Darstellung der Teratologie geschildert wird, in teratogenetischen Experimenten ihre Vorläufer findet. Aus diesem Grunde gibt SCHWALBE einen Überblick über die wesentlichsten Probleme und Resultate der experimentellen Entwicklungsgeschichte, soweit sie für die Teratologie in Betracht kommen und zur Erklärung herangezogen werden können. Das nächste (5.) Kapitel bringt dann eine Darstellung der Lehre von der Regeneration, wobei der DRIESCHsche Begriff der Regulation besprochen wird. Damit werden eine große Reihe auch für die Teratologie wesentlicher Erscheinungen erörtert. Mit der Besprechung der Vererbung im folgenden Kapitel werden Wissensgebiete angeschnitten, die für die Teratologie von weitgehender Bedeutung sind, an denen sie das gleiche Interesse hat, wie die im GEGENBAURschen Sinne als historische Wissenschaft aufgefaßte vergleichende Anatomie. Hierher gehört auch die Lehre von der funktionellen Anpassung, der Correlation der Organe, die Frage nach der atavistischen Bedeutung bestimmter Mißbildungen.

Es folgt nunmehr noch die Lehre von der Physiologie der Mißbildungen, d. h. die Lehre von den Lebenserscheinungen der mißbildeten Föten in ihrer Bedeutung für die Physiologie des Fötus oder des extrauterinen Lebens.

Nunmehr wendet sich die Darstellung unmittelbar den Mißbildungen selbst zu und bespricht zunächst die Genese der Mißbildungen. Formale und causale

Digitized by Google

Genese werden unterschieden und erstere zunächst behandelt. Hier spielt die Feststellung der Zeit der Entstehung eine wichtige Rolle, vor allem die Feststellung der teratogenetischen Terminationsperiode (s. oben). Die Bedeutung des zeitlichen Eintretens der Mißbildung wird daher zunächst dargelegt. Je früher die Mißbildung einsetzt, desto schwerer ist die Störung. Verschiedene Unterarten ein und desselben Mißbildungstypus können durch Verschiedenheit der teratogenetischen Terminationsperiode bestimmt sein, wie an mehreren Beispielen erörtert wird.

Für die formale Genese von Mißbildungen selbst kommen zunächst allgemein entwicklungsgeschichtliche Vorgänge in Betracht, zunächst Verwachsungsvorgänge, die in der normalen Ontogenese eine so wichtige Rolle spielen; ferner Spaltungen, worunter allerdings, wie SCHWALBE ausführt, die verschiedenartigsten Dinge zusammengefaßt werden. Dazu kommen Fälle excedierenden Wachstums, Defektbildungen aus Mangel an Material oder infolge Zerstörung bereits gebildeter Anlagen. Endlich wird die Bedeutung von Hemmungsbildungen besprochen. Der zweite Teil des Kapitels behandelt die Verwertung von pathologischen Erfahrungen, welche für das extrauterine Leben gewonnen wurden, für die Beurteilung der Entstehung von Mißbildungen: hypertrophisches Wachstum, Degeneration mit folgender Resorption, dabei auch Degeneration ganzer Föten, Lithopädiumbildung, entzündliche Vorgänge, wobei festgestellt wird, daß sicher definierbare fötale Erkrankungen für die Erklärung von Mißbildungen eine nur untergeordnete Rolle spielen.

Von besonderem Interesse ist das neunte Kapitel. Nach der Begründung der Auffassung von Mißbildungen als Entwicklungsstörungen, die zum Teil unter pathologischen, aus Erfahrungen des extrauterinen Lebens gewonnenen Gesichtspunkten verstanden werden konnten, wird die Frage aufgeworfen, ob nicht abnorme, im fötalen Leben zu Mißbildungen führende Wachstumsvorgänge das Verständnis für postfötal einsetzende pathologische Erscheinungen eröffnen können. In erster Linie kommen hier die Geschwülste in Betracht. Bekanntlich lehrt die CONHEIMsche Theorie, daß sämtliche Geschwülste auf Entwicklungsstörungen beruhen. SCHWALBE beschäftigt sich eingehend v. a. mit der durch RIBBERT begründeten neueren Fassung dieser Theorie und prüft ihre Richtigkeit. Der Ausgangspunkt eines Tumors bildet nach SCHWALBE ihr Gewebe, das von seinem Mutterboden isoliert oder wenigstens funktionell unabhängig wurde, versprengte, ausgeschaltete Zellgruppen. Zur Entstehung eines Tumors aus einem solchen Gewebskeim gehören besondere Bedingungen, die aber nur als auslösende Faktoren in Betracht kommen. Von dem Zeitpunkt der Isolierung des Gewebskeims hängt der Charakter des Tumors ab. Fand sie statt, als das Gewebe bereits seinem definitiven Zustand nahe war oder ihn erreicht hatte, so kommt ein gutartiger Tumor zustande. Erfolgt die Isolierung bzw. die Loslösung vom Einfluß des Muttergewebes in frühem Stadium der Entwicklung, so liefert das zellreiche Material den Keim einer bösartigen Neubildung. SCHWALBE erkennt die Wichtigkeit der RIBBERTschen Darlegungen für das Verständnis der formalen Genese der Geschwülste voll an, kann aber nicht zugeben, daß sie die einzige Möglichkeit der Entstehung von Geschwülsten darstellt. Vor allem ist die Erklärung für den benignen oder malignen Charakter der Neubildung nicht ausreichend. Mit BORST nimmt SCHWALBE an, daß die Malignität einer Neubildung, also etwa des Carcinoms, nur unter der Annahme zu verstehen ist, daß es sich um eine Mißbildung der Zellen selbst handelt, um eine Änderung der Potenz des zur Carcinombildung führenden Zellmaterials.

Digitized by Google

Eine solche Änderung der Zelleigenschaften wäre aber auch bei erwachsenen Individuen noch denkbar. Alle, die causale Genese der Tumoren betreffenden Theorien, so alle Versuche, die Tumoren auf parasitären Einfluß zurückzuführen, sind dagegen als völlig verfehlt anzusehen.

Die causale Genese der Mißbildungen bildet den Inhalt des 10. Kapitels. Schwalbe schließt sich der Einteilung der Ursachen in innere und äußere an. Als innere Ursachen stellen sich Veränderungen der Keimzellen dar, die bereits vor der Befruchtung bestehen bzw. bei der Befruchtung manifest werden. Die Schwierigkeit, eine Mißbildung mit Bestimmtheit auf innere Ursachen zurückzuführen, wird nur dann behoben, wenn es sich um erbliche Mißbildungen handelt. Hierfür werden eine Reihe von Beispielen, Fälle von Polydactylie und verwandten Mißbildungen, Gaumen- und Lippenspalte usw. angeführt. Etwas günstiger liegen die Verhältnisse für die Feststellung äußerer Ursachen. Die mechanischen Ursachen (Trauma, länger dauernder Druck usw.) werden zunächst besprochen. Unter der Überschrift: Psychische Ursachen, wird der unausrottbare Aberglaube vom Versehen der Schwangeren gestreift, endlich kommen eine Reihe von weiteren physikalischen Einwirkungen zur Darstellung. Ein besonderer Abschnitt behandelt endlich die amniogenen Mißbildungen in eingehendster Weise. — Die Schwierigkeit einer Diagnose auf amniotischen Ursprung wird gebührend betont, die Entwicklung des Amnion zum Verständnis dargelegt und die Anomalien des Amnion und ihre Folgen geschildert. Die abnorme Enge des Amnion, Defekte des Amnion, Hydramnion, Verwachsungen und Strangbildungen des Amnion kommen nacheinander zur Besprechung.

Das 11. Kapitel behandelt Häufigkeit und Geschlecht der Mißbildungen, das gleichzeitige Vorkommen mehrerer Mißbildungen an einem Individuum und bespricht endlich die systematische Einteilung der Terata. Nach Erwähnung der alten Gruppierung der Mißbildungen in Monstra per excessum, M. per defectum, M. per fabricam alienam bringt Schwalbe das historisch interessante System des Licetus, darauf die Systeme Bischoffs, Geoffroy St. Hilaires, Marchands und endlich sein eignes Einteilungsprinzip: I. Doppelbildungen und Mehrfachbildungen, II. Einzelmißbildungen; letztere zerlegt in Mißbildungen der äußeren Form und Mißbildungen der einzelnen Organsysteme und Organe.

Den Schluß des Bandes bildet das Kapitel: Klinik der Mißbildungen. Die Bedeutung von Mißbildungen für die Mutter bei Schwangerschaft und Geburt, die Bedeutung der Mißbildung für ihren Träger kommen hier zur Besprechung.

Ein Blik auf den vielseitigen Inhalt des vorliegenden Bandes, der sich in flüssiger, leicht lesbarer Schreibweise dem Leser darbietet, rechtfertigt wohl den Wunsch des Referenten, daß das vortreffliche Buch auch in den Kreisen der Fachanatomen gebührende Würdigung finden möge.

Wenn die Teratologie von Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie Licht empfängt, so werden auch von ihr aus in vielfacher Weise normale Verhältnisse und normale Vorgänge beleuchtet. Gar manche teratologische Erscheinungen haben geradezu den Wert von natürlichen entwicklungsphysiologischen Experimenten.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß das Verständnis des Textes durch eine große Reihe vortrefflicher, zum großen Teil eigner Beobachtung entstammender Figuren wirksam unterstützt wird.

E. Göppert (Heidelberg).

Digitized by Google

Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven.

Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation.

Von

Hermann Braus

(Heidelberg).

Mit Tafel XV—XVII und 6 Figuren im Text.

1. Ist die Bildung des Perforationsloches im Operculum während der Metamorphose abhängig vom Vorhandensein einer Vordergliedmaße?

Bekanntlich entwickeln sich bei den Larven der meisten Anuren die vorderen Extremitäten nicht oberflächlich am Körper, sondern in einer besonderen Tasche, welche von den beiderseitigen Kiemendeckeln gebildet wird (Peribranchialraum). Hier liegen sie von Anfang an verborgen, während die verschiedenartigen Kiemenbildungen, welche später ebenfalls in dieser Tasche eingeschlossen sind, zunächst frei an der Körperoberfläche sich bilden und erst nachträglich vom Operculum überwachsen und dadurch in die Tiefe versenkt werden. Goette (1875) hat bei *Bombinator* den Vorgang der Entwicklung des Operculum vom Hyoidbogen aus beschrieben. Die beiden Opercula verwachsen mit dem Ectoderm des Rumpfes caudal von der Stelle, wo die Vorderbeine später gebildet werden, und auch untereinander allenthalben. Nur eine kleine, bei *Bombinator* median in der Bauchmittellinie gelegene Öffnung bleibt übrig (Spiraculum, Textfig. 6 *Sp*), welche in einen dünnhäutigen, sich gabelnden Kanal ausgezogen wird und welche dem aus dem Kiemenapparat abströmenden Atmungswasser den Abfluß nach außen ermöglicht.

Die Vordergliedmaßen erscheinen zuerst äußerlich zur Zeit der

Digitized by Google

Metamorphose. Manche Autoren glaubten, es geschehe dies infolge einer Art Häutung, bei welcher der äußere Kiemensack verloren gehen sollte. In Wirklichkeit vollzieht sich aber der Prozeß so, daß ein circumscriptes Loch entsteht und daß sich durch dieses die Extremität entwickelt. Die Literatur findet man in HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre (BRAUS, 1904, S. 238) zusammengestellt. Auch A. GOETTE, dessen bezügliche Bemerkungen dort leider nicht zitiert sind und hier nachgetragen werden sollen, hat den Vorgang bei der Unke richtig beschrieben. Er sagt (1875, S. 681): »Der Kiemendeckel, welcher auch die Vordergliedmaßen in den äußeren Kiemensack einschloß, wird zuerst von denselben durchbrochen, so daß sie wie aus kurzen Ärmeln hervorragen (Taf. XIX Fig. 335, 336); dann verwächst er mit den anliegenden Kiemenbögen und geht auf diese Weise in die Haut der Schlundwand über. Ähnlich schwinden die Athemröhren in der Bauchwand.«

Wer den Durchbruch der Vorderbeine durch die äußere Wand des Peribranchialraums am lebenden Tier beobachtet, wird mit Spannung die einzelnen Phasen dieses Prozesses verfolgen. Es bereitet sich der Durchbruch allmählich vor, indem die bereits voll entwickelten und sich spontan bewegenden Vorderbeine ihre Ruhestellung ändern. In früheren Stadien des Larvenlebens standen sie in Hyperpronationsstellung, so daß die Palma lateral gekehrt gegen das Operculum sah und der Daumen ventralwärts gekehrt war (Textfig. 5). Dabei waren Oberarm und Unterarm nur wenig gegeneinander gebeugt. Jetzt ist der Unterarm stark an den Oberarm angezogen, der Ellenbogen ist rein lateralwärts gekehrt und die Pronationsstellung eine mäßige. Es ist infolgedessen der äußere Kiemensack beiderseits stark vorgebuchtet und durch die andrängenden Extremitäten breit aufgetrieben. Die Ellenbogen prominieren beiderseits als Höckerchen am stärksten. Über ihnen ist die Wand des Peribranchialraums sehr gespannt und so stark verdünnt, daß sie durchsichtig geworden und zuletzt schwer wahrnehmbar ist. Man hat ganz den Eindruck, daß die Larve beginnt ihre Ellenbogen zu gebrauchen, um sich aus der drängenden Umgebung frei zu machen. Es erfolgt dann plötzlich der Durchbruch und zwar an der Stelle, an welcher der Ellenbogen schon lange vorher das Operculum besonders stark vorwölbte, und binnen kurzem entwickelt sich aus dem Loch die Extremität mit dem Ellenbogen voran (Taf. XVI Fig. 2). Es folgt der Unterarm und die Hand sofort und fast gleichzeitig

Digitized by Google

wird der Oberarm frei. Nur selten spielt sich der Vorgang bei beiden Vordergliedmaßen gleichzeitig ab. Meistens erfolgt der Durchbruch auf der einen Seite um einige Stunden oder auch einen Tag früher als auf der andern. Nach BARFURTH (1894) ist es gewöhnlich die rechte Extremität (bei Froschlarven), welche zuerst durchbricht. Textfig. 1 und 2 geben ein Tier wieder (*Bombinator*), bei welchem die linke Extremität gerade durchgebrochen und die rechte noch völlig umhüllt war, aber so stark mit dem Ellenbogen prominierte, daß die Perforation jeden Augenblick zu erwarten stand.

Ist die Entbindung des äußeren Kiemensackes beiderseits vollendet, so sind anfänglich die Oberarme noch von den scharf geschnittenen Rändern der Durchbruchlöcher umgeben (Taf. XVI Fig. 1, rechter Arm). Es ist richtiger den Vergleich GOETTES so zu modifizieren, daß die Arme wie aus einem ärmellosen Hemd herausragen. Denn die Löcher im äußeren Kiemensack sind wie ausgestanzt.

Die Rückbildung der Opercula verläuft fernerhin verschieden schnell. Es kommt vor, daß die Armlöcher eine Zeitlang persistieren und daß mittlerweile die Atemröhre verschwindet. Oder aber es tritt schon vor Rückbildung der letzteren eine Erweiterung eines jeden Loches ein derart, daß dasselbe sich eiförmig nach der Mittellinie der Bauchseite auszieht. Schließlich verwachsen die Ränder mit der Bauchhaut und die frei gewordene mediale Wand des Peribranchialraumes, welche von der Extremität eingenommen ist, also die ursprünglich freie Oberfläche hinter der Kiemengegend (welche bei Urodelen ständig oberflächlich liegen bleibt), tritt in das gleiche Niveau wie dasjenige der übrigen Haut und verhält sich fortab in Färbung und Warzenbildung ganz einheitlich mit dieser. Die Reste der äußeren Kiemenhöhle gehen dabei komplizierte Veränderungen ein, welche vor allem F. MAURER (1888) bei verschiedenen Amphibienlarven genauer studiert hat und welche weiter unten für *Bombinator* noch geschildert werden sollen.

Der Durchbruch der Extremitäten macht so, rein äußerlich betrachtet, den Eindruck des Gewaltsamen, namentlich durch die Art, wie sich der Ellenbogen heraus- und bei dem Entbindungsakt vordrängt, und durch die zeitliche Verschiedenheit des Durchbruchs auf beiden Seiten, welche an eine aktive und deshalb Schwankungen im zeitlichen Verlauf ausgesetzte Tätigkeit der Vorderbeine denken läßt.

Dieser Eindruck wird verstärkt durch den mikroskopischen Befund. Derselbe ist am übersichtlichsten bei einer Larve, deren eine

Digitized by Google

Extremität gerade durch die Kiemensackwand durchgebrochen ist; die Larve wurde konserviert kurz bevor das Perforationsloch für die andre Gliedmaße entstehen mußte (Textfig. 1). Die mikroskopischen Bilder des Zustandes kurz vor und kurz nach der Entbindung liegen hier auf Horizontalschnitten nebeneinander, auf der linken Seite des Tieres die des letzteren, auf der rechten die des ersteren (Taf. XVII Fig. 1). Es zeigt sich, daß die Außenwand des Peribranchialraumes im Bereich des Ellenbogens und zwar in dem topographisch diesem entsprechenden prominenten Buckel (zwischen *G 5* und *G 5*) sehr stark verdünnt ist. Das Bindegewebe, welches die beiden Epithelien, das äußere und innere, der lateralen Wandung des äußeren Kiemensackes voneinander trennt, verschwindet am Rande dieses Bezirks, indem es sich allmählich verdünnt. Eine Stützlamelle bindegewebiger Abkunft ist jedenfalls in meinen Präparaten auch in etwaigen letzten Spuren nicht zu sehen. Auch die beiden Epidermisflächen, welche infolgedessen zur Berührung gebracht sind, haben eine sehr starke Verdünnung erfahren. Die epitheliale Auskleidung der Innenfläche des Peribranchialraums besteht überall aus einschichtigem Plattenepithel, diejenige der Außenfläche aus einem zweischichtigen Epithel, dessen basale Zellen kubisch, dessen oberflächliche Zellen schön prismatisch gestaltet sind (Taf. XVII Fig. 2 und 3, *PE* und *CE*). Diese drei Epithelschichten, welche man bei bloßem Verkleben der Zellen miteinander vorzufinden erwarten sollte, sind aber verändert in eine äußerst dünne Lamelle, deren komplexe Zusammensetzung nur noch daran erkannt werden kann, daß häufig in ihr zwei ganz flache Kerne übereinander liegen (Taf. XVII Fig. 3 *K*). Diese sind viel intensiver mit Hämatoxylin tingiert als alle andern Epithelkerne der Larve; von Zerfallserscheinungen kann ich an den Zellen nichts wahrnehmen.

Fig. 1.

Zwei *Bombinator*-Larven (Journal K. J. XIII[40] Nr. 1 und Nr. 23 gr.). Der kleineren wurde am 27. VI. 04 die rechte vordere Extremität entnommen (sie selbst sofort fixiert und hier von der intakten linken Seite photographiert) und einer gleichaltrigen Larve neben das rechte Nasenloch, und zwar etwas dorso-caudal von demselben, transplantiert. Der Parasit entwickelte sich subcutan und ist hier durch Spaltung der Haut freigelegt. Der Autosit wurde am 4. VIII. 04 getötet. (Vergr. 1,6fach.)

Digitized by Google

Die Stelle des Perforationsloches ist also von einem zweischichtigen Epithel aus dünnsten Plattenzellen gebildet. Beim Durchbruch vollziehen sich, wie die andre Seite erkennen läßt, die Umwandlungen so, daß am Rand des Loches inneres und äußeres Epithel vereinigt bleiben. Das Bindegewebe der Stützlamelle der Kiemensackwand tritt also nirgends zutage. An den meisten Stellen ist die Vereinigung der, ja ursprünglich durch die ganze Dicke dieser Lamelle voneinander getrennten und einander topographisch fremden Epithelien eine glatte. An andern sieht man kleine Unregelmäßigkeiten, welche meist darin bestehen, daß die Cylinderzellen der Oberflächenschicht der Epidermis von der Außenfläche am Rand des Loches nicht nach innen umbiegen, sondern frei endigen. Auf dem Schnittbild erscheint die Lamelle an ihrem Ende wie ein Knöpfchen, welches frei gegen die Extremität hin vorragt. Die tiefere Basalschicht stößt dagegen stets unmittelbar gegen das Epithel der Innenwand des Kiemensackes. Nur sind die Kerne des letzteren oft anstatt einschichtig vielmehr gruppenweise am Vereinigungspunkt beider Epithellamellen gestellt (Fig. 2 *Epe*, *Esp*, Taf. XVII). Das Knöpfchen ist also ein Rest der in Fig. 3 mit *CE* bezeichneten Struktur.

Der Eindruck des mikroskopischen Bildes ist der, daß die Wand des Peribranchialraumes sich immer mehr verdünnt und daß sie dadurch schließlich aufgelöst wird. Da die Verdünnung eine circumscripte ist und der Lage nach dem vordrängenden Ellenbogen entspricht, so scheint der mikroskopische Befund ein sehr deutlicher Beleg dafür zu sein, daß die Kiemensackwand unter dem Druck des Ellenbogens außerordentlich zusammengepreßt und dadurch so verdünnt wird, bis sie verschwindet. Mit der Verdünnung würde gleichzeitig die Berührung der Epithelien erreicht, welche nötig ist, um den Rand des Perforationsloches mit Epithel abzuschließen. An diesem Rand müssen sich jedoch die nur aneinander gepreßten, aber bis dahin noch nicht verschmolzenen Epithelien aktiv zu einem festen Verband vereinigen. So dürften die Vorgänge an der Deckschicht der äußeren Epidermis zu verstehen sein.

Die deutliche Verdünnung der Haut des Ellenbogens der Extremität selbst an der Stelle, wo sie der Kiemensackwand und speziell deren Ausbuchtung anliegt (Taf. XVII Fig. 5 *Exe*), gegenüber andern Teilen der Gliedmaßenhaut wäre weniger leicht zu deuten. Man könnte geneigt sein, sie als Zeichen des Druckes und Gegendruckes aufzufassen. Es ist aber auffallend, daß auch nach dem Heraus-

Digitized by Google

schlüpfen der Gliedmaße aus ihrem Gefängnis am Ellenbogen dieselbe Verdünnung besteht (Fig. 4). Es könnte ja sein, daß die Druckwirkung nicht so bald verschwindet. Es könnte aber auch die Haut am Ellenbogen infolge der starken Volarflexion des Unterarms in diesem Gelenk straff gespannt und deshalb verdünnt sein.

Die Anzeichen des Druckes, die beim makro- und mikroskopischen Bilde beschrieben wurden, sind aber keineswegs Beweise dafür, daß die Perforation von solchen Druckwirkungen in letzter Linie bedingt ist. Es ist vielmehr die Frage berechtigt, in welchem causal-physiologischen Zusammenhang die Ausbildung der Extremität und die Entstehung des Durchbruchloches miteinander wirklich stehen? Handelt es sich um eine Art Thigmomorphose, d. h. wird durch den Druck des Ellenbogens nach vollzogener Stellungsänderung des Vorderarmes der Punkt am Operculum bestimmt, an welchem der Durchbruch erfolgt? Und wie lange muß die Berührung (oder ein Druck welchen Grades) einwirken, um das Loch zu erzeugen? Oder besteht zwischen der Bildung der Perforationsstelle und der Anlagerung der Extremität an die Wand des Peribranchialraumes keine ursächliche Beziehung? Ja ganz allgemein, ist das Vorhandensein der Extremität in der individuellen Entwicklung überhaupt notwendig für die Entstehung des Loches im Operculum?

Man könnte versucht sein eine Antwort auf diese Fragen aus analogen Vorgängen abzuleiten, welche experimentell bei Amphibienlarven hergestellt worden sind. A. Banchi hat zuerst (1904) solche Fälle bei *Bufo* erwähnt und neuerdings seinen früheren kurzen Angaben eine etwas ausführlichere Notiz hierüber folgen lassen, ohne allerdings das hier bestehende Problem zu behandeln. Er berichtet (1905) über verschiedene Fälle, in welchen transplantierte hintere Extremitäten unter dem Operculum zur Entwicklung kamen und dann später im Peribranchialraum (so wie gewöhnlich nur die normalen Vorderbeine und neben diesen) eingeschlossen waren. Unter diesen Fällen ist einer (Nr. 28, l. c.), welcher so weit aufgezogen wurde, daß sich der Durchbruch der Extremitäten (es handelte sich um zwei transplantierte Hinterbeine) beobachten ließ. »Il pezzo innestato si sviluppò come l'arto normale superiore, coperto sotto l'opercolo, poi ad un tratto, dopo 42 giorni, si stracciò l'opercolo, e l'abbozzo innestato si scoprì nel modo che la figura 23 e 24 dimostrano« (1895, S. 685). Die beiden Abbildungen lassen erkennen, daß der Durchbruch unabhängig von demjenigen der vorderen Extremität erfolgt ist. In einem solchen Fall kann also im Operculum

Digitized by Google

selbst wohl kaum eine Einrichtung gegeben sein, welche für die Hintergliedmaßen Platz zu schaffen geeignet wäre. Denn diese sind ja dem äußeren Kiemensack in der typischen ungestörten Entwicklung völlig ortsfremde Gebilde. Es muß vielmehr der Parasit selbst sich den Weg nach außen erzwungen haben. Wie dies im Detail geschieht, ist aus den Angaben BANCHIS nicht zu ersehen.

Ich habe ebenfalls im Sommer 1904 (in welchem BANCHI seine Experimente anstellte, vgl. BRAUS, 1906 C), durch Transplantationsversuche festzustellen versucht, wie es um die Fähigkeit der Extremitäten sich aus einer Integumentlamelle zu befreien bestellt ist. Ich verwendete die vordere Extremität, weil diese ja auch in der typischen Entwicklung diejenige ist, welche in solche Umstände gerät, beließ sie aber nicht in der Nähe des vielleicht für die Perforation allenthalben prädisponierten Operculum, sondern verpflanzte sie an andre Stellen des Kopfes unter eine künstlich aufgehobene Hautlamelle.

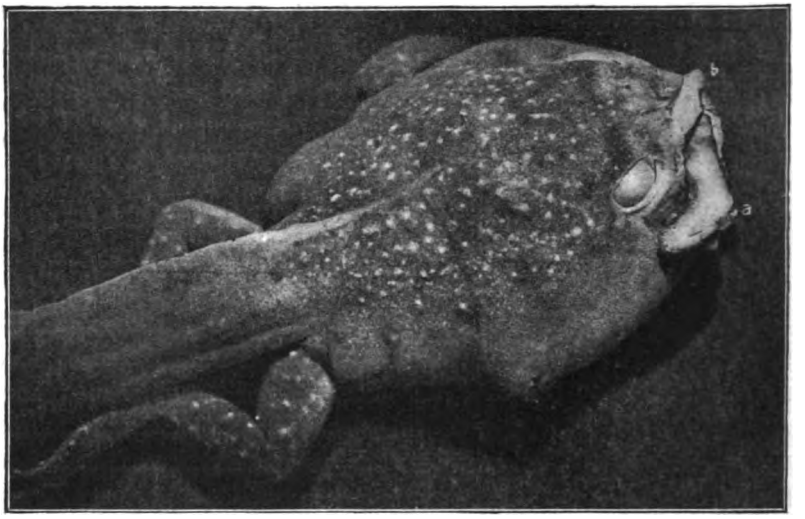
Es gelang in einem Fall den Parasiten bis zu seinem schließlichen Durchbruch zu verfolgen. Es ist dieselbe *Bombinator*-Larve, welche oben beim Studium der Perforationsstelle der normalen Vorderextremitäten benutzt wurde. Über die Daten gibt die der Textfig. 1 beigegebene Erklärung die nötige Auskunft. Aus dem Protokoll verdient noch hervorgehoben zu werden, daß schon am Tage nach der Operation die Schnittwunde, durch welche die Extremitätenknospe des Entnahmetiers unter das Integument des Haupttiers[1] versenkt war, fast völlig verschwunden und daß am 2. Tag äußerlich an der Larve nichts von einem vorausgegangenen Eingriff zu bemerken war. Später trat dann ganz allmählich eine Anschwellung der Region zwischen rechtem Nasenloch und Auge ein (vom 6. Tag ab von mir bemerkt), welche immer größer wurde und schließlich die beiden in Textfig. 2 und 3 frei gelegten Zapfen *a* und *b* durchschimmern ließ. Der Zapfen *b* wuchs ziemlich genau senkrecht in die Höhe und drängte deshalb am stärksten die Haut des Autositen vor sich her. Am 26. Juli, also einen Monat nach der Operation, bemerkte ich, daß die Haut über der Spitze des Zapfens nekrotisch aussah. Es wuchs aus dieser Stelle ein spitzer

[1] Die Larve, von welcher ein Stück zum Zwecke der Transplantation entnommen wurde, nenne ich »Entnahmetier«, diejenige, auf welche gepfropft wurde, »Haupttier«. Beim »Haupttier« unterscheide ich als »Autosit« das ihm ab ovo eigne Material vom »Parasiten«, dem durch die Transplantation von einem andern Individuum neu hinzugefügten Material und dessen Abkömmlingen.

Digitized by Google

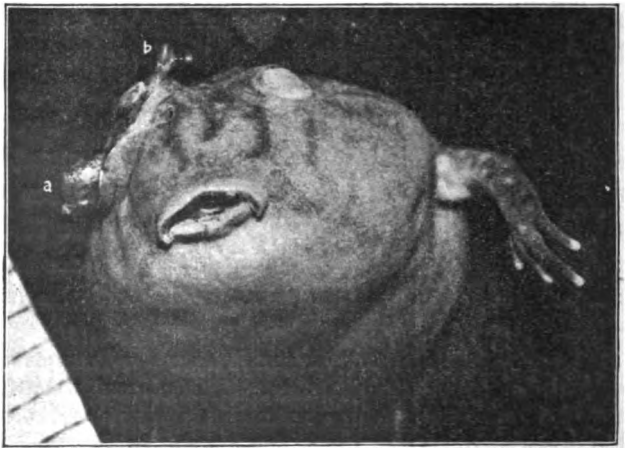
Kegel heraus; in Textfig. 3 bildet derselbe das distale Ende von *b*, auch ist der Rand, welcher die unveränderte Haut gegen die nekrotische Stelle begrenzt, als feiner Streifen sichtbar (*). Da der unter der Haut eingeschlossene Zapfen *a* eine so starke und straff gespannte Vorwölbung bildete, daß ich befürchtete auch über ihm

Fig. 2.



Bombinator-Larve. Journal K. J. XIII Nr. 23 gr. (dieselbe wie in Textfig. 1) bei 4½facher Vergr. Dorsalansicht.

Fig. 3.



Dieselbe Larve wie in Textfig. 2, von vorn. Vergr. 5¾fach.

Digitized by Google

werde die Nekrose eintreten, beschloß ich am 4. VIII. das Tier zu töten, um eventuell die Vorbereitungen zur Nekrose an demselben Objekt studieren zu können. Ich schnitt aber vor der Fixierung die Haut über dem Zapfen *a* an der chloroformierten Larve ein und überzeugte mich dabei, daß dieselbe stark gespannt war; denn sie schob sich sofort in eine kurze Falte zusammen, die jetzt unter dem Zapfen *a* liegt (Textfig. 3) und denselben dorsalwärts frei vortreten läßt. Dabei wurden feine Fäden sichtbar, welche die Haut an den Zapfen *a* befestigten, aber zum Teil unter dem Zug der sich kontrahierenden Integumentdecke vor meinen Augen zerrissen. Auf die Natur dieser Fäden komme ich noch zurück.

Die Vordergliedmaße kann sich also zweifellos ihren Weg durch das Integument bahnen, wenn sie unter dasselbe eingeschlossen und hier ähnlich wie an ihrer normalen Bildungsstätte unter dem integumentalen Opercularfortsatz gefangen ist. Es sei daran erinnert, daß der Durchbruch zu derselben Zeit bei meiner Larve eingeleitet war wie bei den normalen Vorderbeinen. Die transplantierte Knospe hatte sich zu zwei Vorderbeinen entwickelt, wie dies oft der Fall ist (vgl. Braus, 1905 A, S. 461 u. f.). Das ursprünglich implantierte Material *a* ist auch hier im Besitz von Nerven, das neugebildete *b* nervenlos. Muskeln hat jedes von ihnen. Beide haben das Skelet einer der Metamorphose nahe stehenden Vordergliedmaße, nur sind die distalen Teile ziemlich stark verändert[1]. Sind sie also ihrem ganzen Entwicklungsgrad nach den typischen Vorderbeinen vergleichbar, so zeigt sich dies auch in ihrem physiologischen Verhalten. Denn *b* ist durchgebrochen wie das typische linke Vorderbein, *a* steht kurz vor dem Durchbruch wie das normale rechte des Autositen.

Die Übereinstimmungen zwischen der typischen und künstlich hervorgerufenen Perforation werden in manchen Punkten noch deutlicher bei Berücksichtigung des mikroskopischen Bildes.

Der Parasit liegt in einer von Epithel allseitig ausgekleideten Höhle. Da die transplantierte Knospe bei der Operation unter das Ectoderm der Larve, also in mesodermales Gewebe gepflanzt wurde, so kann anfänglich nur die Extremität selbst mit Epithel

[1] Zapfen *b* endigt distal mit Ulna und Radius. Daneben liegt noch ein, bisher nicht näher bestimmtes Skeletstück. Bei *a* schließt an den Unterarm eine Hand mit Fingern an, welche abnorm stark gegen den ersteren flektiert und auch sonst atypisch verändert ist (Taf. XVII Fig. 6). Eine genauere Beschreibung des Parasiten werde ich bei späterer Gelegenheit geben.

Digitized by Google

bekleidet gewesen sein. Der allseitige Epithelbelag der Kapsel ist also ein höchst sonderbarer Befund. Wie derselbe entstanden ist, ob aus versprengten Teilen der Epidermis des Autositen oder durch Wucherung der Haut des Parasiten läßt sich nicht mit Sicherheit am Präparat ermitteln. Auffallend ist jedoch, daß zahlreiche Epithelstränge durch den Hohlraum der Kapsel, in welcher der Parasit liegt, hindurchziehen und seine Haut mit der Wandauskleidung verbinden (Taf. XVII Fig. 7, zwischen *Exe* und *Pe*). Es sind das die Verbindungsfäden, welche bei der Eröffnung der Kapsel über dem implantierten Zapfen *a* bemerkt wurden (S. 517). Häufig ist nun bei der Insertionsstelle eines solchen Epithelfadens an der Wand der Höhle zu sehen, daß von hier aus eine Strecke weit im Umkreis nur einschichtiges Epithel vorhanden ist, dessen platte Zellen ziemlich locker liegen (*Pe*, Fig. 7), jedenfalls nicht im entferntesten so gehäuft vorkommen wie in der Haut der implantierten Extremitäten selbst (*Exe*). Es wäre dies am leichtesten verständlich, wenn die Einwanderung der Epidermis allmählich auf dem Wege der Epithelstränge, also vom Parasiten aus erfolgt ist. Es gibt auch genug Stellen, wo die Wand der Höhle von einem mehrschichtigen Epithel bedeckt ist, welches ganz gleiches Aussehen wie die Epidermis der Extremität aufweist.

Wie auch diese Epithelien entstanden sein mögen, jedenfalls ist durch ihr Vorhandensein die Ähnlichkeit des Befundes mit dem bei typisch im Peribranchialraum gelagerten Vorderbeinen erhöht. Es ist wohl nur so zu erklären, daß von der implantierten vorderen Extremität ein formativer Reiz ausgeht, welcher in der Umgebung ähnliche Zustände schafft wie an der typischen Stelle. Inwieweit dies gesetzmäßig ist, konnte ich bisher noch nicht des näheren feststellen, ist aber wohl genaueren Nachforschens durch Variierung des Experimentes wert. Ob auch die hinteren Extremitäten, welche in der normalen Entwicklung nicht in einen Sack eingeschlossen sind, Gleiches bei Versenkung unter die Haut einer andern Stelle zu erzeugen vermögen, wie in meinem Fall die vorderen, müßte aus den Fällen von Banchi, welcher derartige Transplantationen bereits beschrieben hat, zu ersehen sein; der Autor selbst macht in seinen bisherigen Publikationen über die betreffenden histologischen Verhältnisse keine Angaben. Im vorliegenden Fall steht jedenfalls für typische wie atypische Vorderbeine fest, daß hier wie dort ein mit Epithel allseitig ausgekleideter Hohlraum und eine Wand nach außen zu vorhanden ist, welche aus einer bindegewebigen, lateral und medial

Digitized by Google

mit Epidermis bekleideten Stützlamelle besteht. Diese Wand ist von der Gliedmaße in beiden Fällen zu perforieren, um aus dem engen Kerker frei zu werden. Dies wird bei dem normalen Vorgang, wie oben geschildert wurde, durch eine allmähliche Verdünnung erzielt, welche wie durch Kompression vor sich geht und schließlich zum Schwund einer scharf umgrenzten Stelle des Operculum führt. Bei dem Zapfen *b* des Parasiten ergibt die mikroskopische Untersuchung, daß die Epidermis nur aus einer äußerst feinen Plattenepithelschicht besteht. Dieselbe ist so dünn, daß sie nur da deutlich gesehen werden kann, wo der Zapfen der Fläche nach angeschnitten ist. Auch scheint sie vielfach lädiert zu sein, sei es von der Larve selbst in vivo durch Anstoßen an die Wände des Zuchtgefäßes oder trotz aller Vorsicht bei den Manipulationen vor und während des Konservierens. Die Kerne der Epithelzellen sind zwar blaß, aber das Chromatin ist deutlich gefärbt. Chromatolyse ist jedenfalls nicht vorhanden; die helle Färbung findet in der starken Abplattung der Kerne ihre hinreichende Erklärung. Bei dem Zapfen *a* ist am Handgelenk, mit welchem hier zum Unterschied von der typischen Entwicklung die stärkste Pressung gegen die Wand des Sackes ausgeübt worden zu sein scheint und welches die Spitze des Zapfens bildet, ebenfalls bereits die Epidermis auf eine Schicht ziemlich platter Zellen verdünnt, also die Einleitung zu dem Befund an der bereits durchgebrochenen Gliedmaße bemerkbar (Taf. XVII Fig. 6 **). Die Außenwand des Hohlraumes ist gegenüber der Spitze des Zapfens *a* innen auf ein dünnes Epithelhäutchen (*) verdünnt, welchem spärliche Bindegewebszüge nach außen zu aufliegen. Wie das Epithel nach außen zu, also an der Oberfläche des Autositen gestaltet war, ist leider an diesen Stellen nicht mehr zu sehen; es ist abgefallen oder wenigstens so verletzt, daß ich nichts von demselben wahrnehmen kann. Weiter nach der Basis des Zapfens zu ist die Kapselwand dick, innen und außen mit mehrschichtigem Epithel bekleidet und im Inneren durch eine starke Bindegewebslamelle gestützt (*Epid*).

Die Unterschiede zwischen typisch und atypisch entwickelten Vorderbeinen in unserm Fall treten gegenüber diesen zahlreichen Übereinstimmungen zurück, da sie erklärbar sind aus lokalen Differenzen, welche auch in der weiteren Entwicklung bestehen bleiben. Die Vorderbeine des Autositen unterscheiden sich durch den Vollbesitz aller typischen Teile von den in ihren distalen Bezirken mehr oder minder veränderten oder reduzierten parasitären Extre-

Digitized by Google

mitäten. Dafür haben aber auch erstere von vornherein im Peribranchialraum, welcher ja nicht nur die Extremitäten, sondern auch die Kiemenbüschel beherbergt, genügenden Platz vorgefunden, während der Parasit unter dem Integument eingeengt war und sich erst durch Empordrängen der Haut Platz zur Weiterentwicklung schaffen mußte. Denn daß nicht etwa eine spontane Sackbildung des Integuments durch formative Reize seitens des Parasiten soweit in Gang erhalten wurde, daß sich die Haut von selbst über die auswachsenden Arme *a* und *b* emporgehoben hätte, zeigte sich beim Aufschneiden der Hautlamelle über *a*, bei welchem die starke Dehnung, also das passive Verhalten deutlich war. Ist bei der typischen Extremität höchstens der Ellenbogen gepreßt, Hand und Finger aber ungehindert in der Richtung nach den Kiemenbüscheln zu entwickelt, so sind hier die distalen Teile im höchsten Maße ins Gedränge geraten; daß Finger und Hand, welche sich am stärksten von der Implantationsstelle aus vorschieben, gegen den Unterarm abgeknickt oder deformiert sind, ist deshalb eine Folge der nur beschränkten Möglichkeit, einen Raum, ähnlich dem typischen Peribranchialraum an dieser so völlig andern Körperstelle zu schaffen. Wir erinnern uns dabei der Fälle, wo die Extremitätenknospe auf den Kopf transplantiert wurde, aber nicht unter das Integument versenkt worden war. Dort kam eine typische Ausbildung der parasitären Gliedmaße ohne jede Verkrümmung und ohne jeden Defekt zustande (Braus, 1905 A, z. B. Fig. 6). Das Merkwürdige bleibt ja trotzdem bestehen, daß überhaupt in unserm jetzigen Fall eine allseitig mit Epithel ausgekleidete Höhlung ähnlich dem Peribranchialraum zustande kam, obgleich zwischen Nasenloch und Auge keinerlei Anlage dazu wie bei der typischen Überwucherung des Kiemenapparates durch das Operculum vorhanden ist. Auch kleinere histologische Unterschiede wie der, daß die Innenwand des Sackes an vielen Stellen bei der künstlich hervorgerufenen Bildung aus mehrschichtigem Epithel besteht und ähnlich wie die Epidermis der Extremität selbst gebaut ist, bei dem typischen Peribranchialraum dagegen stets von einschichtigem Plattenepithel gebildet und von dem Gliedmaßenepiderm verschieden ist, sind ohne weiteres verständlich durch die Verschiedenheit des Ausgangsmaterials, welches dem Organismus bei beiden Prozessen zur Verfügung steht; auch hier wieder ist das Wichtigere die schließliche Übereinstimmung trotz des verschiedenen Ausgangspunktes, nämlich die Verdünnung der Hautlamelle (Fortfall der Bindegewebsplatte

Digitized by Google

und Abplattung des Epithels) an den am meisten vorgedrängten Stellen.

Die Analogie der künstlich herbeigeführten Perforation einer Integumentplatte durch eine vordere Extremität fern vom typischen Ort dieses den Anurenlarven eigentümlichen Vorganges beweist, daß ein gewaltsamer Durchbruch der eingesperrten Gliedmaße ohne eine am Integument präformierte Durchbruchsstelle möglich ist. Um hier jeden Zweifel zu zerstreuen sei an die Auszüge aus dem Protokoll (S. 515) erinnert, denen zufolge der Verschluß der Implantationswunde kurz nach der Operation ein vollständiger war und sich ohne Spuren zu hinterlassen vollzog. Durch die Operation war also nicht ein punctum minoris resistentiae geschaffen worden, welches äußerlich sichtbar gewesen wäre. Falls es unsichtbar zurückgeblieben wäre, was mir aber unwahrscheinlich erscheint, so kam es seiner Topographie nach nicht in Betracht, da die faktisch zustande gekommene Perforation der Spitze von *b* eher etwas medial vom Nasenloch, auf intaktem jungfräulichem Boden erfolgte (Textfig. 2, 3); denn die Implantation wurde in der Verbindungslinie von Auge und Nasenloch, mehr lateral vorgenommen, und hier war zur Zeit der Fixierung noch keine natürliche Eröffnung des Hautsackes erfolgt.

Es fragt sich, ob der typische Hergang hierdurch per analogiam entschieden ist. Es sei da zuerst ein Fall erwähnt, der mir bei der Durchsicht einer größeren Menge von normalen Bombinatorlarven zu Gesicht kam, welche während des Durchbruchs der Vorderbeine fixiert wurden. Bei diesem Tier (also einer konservierten Unke) ist bereits ein kleines Perforationsloch gebildet, die betreffende Gliedmaße aber noch nicht herausgeschlüpft. Das Auffallende dabei ist, daß sie mit dem Ellenbogen dem Operculum weiter vorn als die Perforationsstelle, mehr dem Maule zu anlag, also gar nicht wie in Fig. 2 Taf. XVI aus dem Loch herauslugte. Hier war jedenfalls zur Zeit der Konservierung kein Kontakt mit dem zugrunde gehenden Material vorhanden gewesen und trotzdem ein typisches Loch gebildet worden. Immerhin braucht dies nicht zu bedeuten, daß das Loch unabhängig von der Gliedmaße entsteht. Es könnte ja eine schnell vorübergehende Verlagerung der Extremität eingetreten sein, da sich diese auch schon vor der Metamorphose spontan zu bewegen vermag. Diese könnte gerade fixiert und dadurch dauernd geworden sein.

Eine sichere Entscheidung über die Abhängigkeit oder Unabhängigkeit der Perforation des Operculum vom Vorhandensein der

Digitized by Google

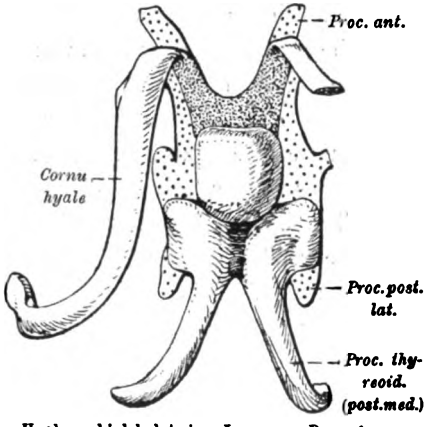
Vordergliedmaße im Laufe der typischen individuellen Entwicklung ließ sich jedoch durch eine andre Reihe von Experimenten gewinnen, bei welchen die Bildung einer vorderen Extremität unterdrückt wurde (Taf. XVI Fig. 1, 3). Auf das Detail der Operation werde ich zurückkommen. Das Resultat besteht darin, daß Larven ohne vordere Extremität mit übrigens intaktem Operculum und unter sonst ganz gleichen Bedingungen wie bei normalen *Bombinator*-Embryonen eine verdünnte, durchscheinende Stelle im Operculum und innerhalb derselben ein Perforationsloch erhalten. Das letztere ist allerdings kleiner als das gewöhnliche (Taf. XVI Fig. 1), aber für eine Sonde frei durchgängig. Es kann auch gelegentlich fehlen; die verdünnte Partie im Operculum wurde jedoch auch in diesem Fall mit großer Deutlichkeit wahrgenommen. In der weiteren Entwicklung vergrößert sich das Loch nicht, wie es der Fall wäre, wenn eine Extremität durch dasselbe hindurchtreten würde. Sehr bald nach der Metamorphose verschwindet vielmehr jede Spur des Loches in dem einheitlichen Niveau der Haut. Es bleibt an der Stelle selbst nur ein weißlicher Streifen sichtbar. Doch will ich auf manches variierende Detail, das bei den verschiedenen operierten jungen Unken beobachtet wurde, hier noch nicht eingehen (siehe 3. Kapitel), da uns ein einziger klarer Fall von Perforation auch ohne Vorhandensein einer Extremität vorläufig vollkommen genügt und es mehr darauf ankommt diesen möglichst allseitig zu beleuchten und klar zu stellen. Es soll später auch noch im Detail gezeigt werden, daß die betreffende Stelle des Operculum intaktes Material war d. h. nicht etwa bei der Operation irgendwie zur Bildung eines Loches veranlaßt sein konnte. Hier kommt es wesentlich darauf an, am mikroskopischen Bild den makroskopischen Befund zu erhärten. Ich wähle dazu das in Fig. 1 Taf. XVI abgebildete Objekt und gebe auf derselben Tafel in Fig. 5 und 6 zwei graphische Rekonstruktionen (nach KASTSCHENKO), welche die normale rechte und die abnorme linke Peribranchialgegend des Tieres nach einer Horizontalschnittserie zur Anschauung bringen.

Beginnen wir mit dem typischen Befund. Fig. 5 ist so zu verstehen, daß der rechte Schultergürtel mit der Articulationsstelle für den Humerus gerade dem Beschauer gegenüber liegt. Man sieht in die Gelenkhöhle (*GPf*) hinein, da der Humerus in der Rekonstruktion weggelassen wurde. Procoracoid (*Procor*) und Coracoid (*Cor*) sind nach rechts, die Scapula (*Scap*) ist nach links gewandt; die Situation ist also dieselbe wie bei der Totalansicht des intakten Tieres in Fig. 1

Digitized by Google

Taf. XVI. Die Rekonstruktion zeigt uns die für uns wichtigen Teile gerade so wie wenn das Tier in derselben Stellung, die es in Fig. 1 einnimmt, durchsichtig gemacht worden und alles hinreichend vergrößert wäre, um Einzelheiten zu erkennen. So sehen wir nach oben zu ein Stück des Kieferbogens (Quadratum *Quadr*, Mandibula *Md* und das beide verbindende Ligament des Kiefergelenks *Kg*) das Bild abschließen. Seine Lage ist in Fig. 1 an der Vorwölbung des Seitenkontur erkennbar. Zwischen Schultergürtel und Kiefer finden wir wesentlich die Überreste und Abkömmlinge des Kiemenapparates und erst hinter denselben Teile des Hyobranchialskelets. Um das Verständnis zu erleichtern, reproduziere ich das letztere in toto in Textfig. 4 nach einem Modell von E. Gaupp, dessen Nomenklatur ich acceptiere. Das Modell stammt von *Rana fusca*, welche in der Form dieses Apparates an der für uns in Betracht kommenden Stelle nicht von *Bombinator* abweicht. Bei meiner Rekonstruktion sieht man den Zungenbeinkörper (*Hy*) mit dem hinteren lateralen Fortsatz (Processus posterior lateralis) rechts neben der Mandibula vorliegen und ferner in der Tiefe hinter den Kiemenarterien den hinteren medialen Fortsatz (Processus thyreoideus s. Proc. posterior medialis) bis hinter den Vorderrand des Schultergürtels caudalwärts ziehen. Derselbe ist nach Gaupp der stehen gebliebene Teil der ursprünglich breiten Hyobranchialplatte.

Fig. 4.



Hyobranchialskelet einer Larve von *Rana fusca* am Ende der Metamorphose (Länge 15 mm; Schwanz gänzlich verschwunden). Ventralansicht. Eng punktiert: im Zerfall begriffene Teile. Weit punktiert: neugebildete Teile. (Nach E. Gaupp, 1905, S. 983, Fig. 25.)

Zwischen diesen Skeletteilen bemerken wir die Stämme des Facialis (*VII*), Glossopharyngeus (*IX*) und Plexus cervicalis (*XII*), caudal vom Schultergürtel den Plexus brachialis (*Pl.brach*), während der Vagus durch den Schultergürtel verdeckt und deshalb nicht eingetragen ist. Der Truncus arteriosus teilt sich dicht am Thyreoidfortsatz des Zungenbeins in vier Kiemengefäße, welche hinter dem Vorderrand des Schultergürtels verschwinden, um dort, hinter der Scapula versteckt, die Aortenwurzeln zu bilden.

Digitized by Google

Jetzt kommt es darauf an, die Lage der für uns wichtigen Derivate der Schlundhöhle zum Skelet, zu Nerven und Gefäßen zu beobachten. Die Thyreoidea (*Thyr*) finden wir, wie seit den Arbeiten W. MÜLLERS[1] bekannt und immer wieder bestätigt worden ist, im Winkel zwischen Proc. post. lateralis und medialis des Zungenbeins, fest dem Skelet anliegend. Allerdings gibt es noch eine kleine accessorische Thyreoidea ein wenig weiter medial. Dieselbe ist als solche unverkennbar und außer durch den ganzen Bau schon durch das lebhaft mit Eosin gefärbte Colloid charakterisiert. Ich hebe dies hervor, weil MAURER (1888, S. 337) »niemals zwei voneinander getrennte acinös gebaute Knötchen der Schilddrüse auf jeder Seite« bei seinen Objekten gefunden und dies zu theoretischen Folgerungen benutzt hat. Auch bei *Bombinator* scheint der Befund nicht konstant zu sein. Schon auf der andern Seite derselben Unke ist außer der großen Thyreoidea keine andre vorhanden.

Die große Thymus (*Thym*) finden wir caudal vom Quadratum und dem Nervus facialis. Sie deckt den Anfang des Glossopharyngeus, liegt aber viel oberflächlicher als dieser. Sie stammt bekanntlich, wie schon GOETTE und MEURON angaben, aus der zweiten Kiemenspalte. Als Rest der ersten Schlundtasche sehen wir auch bei *Bombinator* das proximale Stück der Tuba Eustachii (*Tub*) erhalten, welches sich zwischen Quadratum und Facialis etwas nach vorn umbiegt und mit einer Anschwellung endet, entsprechend dem genauen, MAURERS Angaben korrigierenden Befund von H. SPEMANN (1898, S. 409) bei *Rana*.

Als »Kiemenreste«, wie MAURER (1888) das von den eigentlichen Kiemenspalten und -büscheln restierende Material genannt hat, erhalten sich bei *Bombinator*, wie der Autor nach dem Befund beim fertigen Tier richtig erschlossen hat (l. c., S. 341), die »mittleren« Teile, d. h. zum Unterschied von *Rana* nicht solche, welche der Thyreoidea benachbart sind, sondern solche, welche weiter dorsalwärts den Kiemenbogen der Arterien anliegen. Bei meinem Objekt sieht man ein wenig in den hohlen Anfangsteil dieser mittleren Kiemenreste hinein; die Öffnung ist auch in Fig. 1 Taf. XVI vor dem Oberarm der kleinen Unke (in der Richtung des Pfeiles) als feiner Schlitz zu sehen. Im übrigen ist das Gebilde solid, aus zahlreichen epithelialen Zellen mit darunter gemischten leucocyten-

[1] Siehe wegen der Literatur, soweit nicht besonders im Literaturverzeichnis aufgeführt, MAURERS Arbeiten 1888 und 1902.

Digitized by Google

artigen Elementen zusammengesetzt, wie dies F. MAURER (1888) beschrieben hat. In der Serie zeigt sich, daß die Kiemenreste medial speziell dem zweiten und dritten Arterienbogen angeheftet sind, aber auch bis an den ersten heranreichen.

Von »Epithelkörperchen« (MAURER) ist nur ein einziges vorhanden und wie schon bei *Bufo*, *Hyla* und *Bombinator* von MAURER (1888, S. 316) manchmal beobachtet wurde, medial vom Kiemenrest gelegen, partiell in dessen Masse eingebettet, aber gegen denselben mit scharfer eigner Grenze abgesetzt. Man sieht das kugelförmige Gebilde in unsrer Figur ventral (rechts) vom mittleren Kiemenrest und außen von der zweiten Kiemenarterie aus ersterem hervorragen.

Ein Postbranchialkörper ist, wie GREIL (1905, S. 499) neuerdings gegen MAURER bereits konstatiert hat, bei *Bombinator* nicht vorhanden und auch bei meinem Objekt nicht aufzufinden.

Vergleicht man Fig. 1 Taf. XVII mit unsrer Rekonstruktion, so läßt sich die Lage der mittleren Kiemenreste zu der Extremität in letzterer besser verstehen. Das Schnittbild ist nach einer Larve gezeichnet, deren Kiemenbüschel noch nicht metamorphosiert sind und deren Peribranchialhöhle noch besteht. Bei dem zur Rekonstruktion benutzten Tier ist dagegen der caudal von der Extremität in Fig. 1 Taf. XVII bestehende Teil des äußeren Kiemensackes, welcher sich nach dem Durchbruch der Vorderbeine schnell verkleinert (vgl. rechte und linke Seite der Figur, *cdP*), vollends verschwunden und nur das Stück des Peribranchialraumes, welches cranial von der Extremität bis an die Kiemenspalten führt und die Kiemenbüschel in sich schließt, erhalten; allerdings bildet dasselbe eine undifferenzierte Masse, eben die »mittleren Kiemenreste« MAURERS, deren hohles Anfangsende in unserm Objekt dem nicht von Kiemenbüscheln eingenommenen Teil des Peribranchialraumes nahe der Vordergliedmaße entspricht, während der übrige Teil, nach den Kiemenarterien zu, durch das miteingeschlossene Material der Kiemenbüschel eine kompakte Masse geworden ist.

Wir sind jetzt hinreichend durch den typischen Befund informiert, um auch den atypischen auf der linken Körperseite derselben Larve richtig beurteilen zu können. Das Rekonstruktionsbild der Fig. 6 Taf. XVI zeigt uns dieselbe Gegend wie Fig. 5 (natürlich spiegelbildlich zu dieser, da es sich um rechte und linke Seite der kleinen Unke handelt), nur in einer etwas andern Ansicht. Man betrachte zunächst Fig. 1 Taf. XVI, welche die linke Körperseite des Tieres ein wenig von der Lateralseite erkennen läßt, während

Digitized by Google

die rechte mehr ventral gesehen ist (vgl. z. B. die Ansicht der beiden Hinterfüße). Ähnlich steht nun auch Fig. 6 zu Fig. 5. Am deutlichsten ist dies bei den Blutgefäßen erkennbar. Während wir in Fig. 5 den Conus arteriosus und seine Teilung in die vier Kiemenarterien sehen, bemerken wir in Fig. 6 die Aorta (*RA*), welche aus den vier Kiemengefäßen ihre Wurzeln bezieht (von 3 und 4 außerhalb des wiedergegebenen Bezirks). Die Kiemengefäße selbst sind in Fig. 5 ihrer Länge nach, in Fig. 6 in der Verkürzung gezeichnet. Mandibel und Hyobranchialapparat, welche in Fig. 5 nebeneinander liegen, erstere im Bilde links, letzterer rechts, decken sich in Fig. 6 so, daß die Mandibula oberflächlich liegt und caudal von ihr nur der Thyreoidfortsatz herausragt. Soviel zur Orientierung über die Drehung, welche Bild 6 gegenüber 5 besitzt und welche mit der Schnittrichtung der rekonstruierten Serie zusammenhängt.

Das Auffallendste an der linken Körperseite des Tieres, der Mangel des Vorderbeins, tritt sofort in der Rekonstruktion markant hervor. Der gewaltige Schulterapparat fehlt, es ist auch nicht die geringste Andeutung von Skeletteilen an seiner Stelle vorhanden. Infolgedessen ist der Vagus (*X*) zu sehen, auch der Plexus cervicalis (*XII*) liegt in viel ausgedehnterem Maß zutage als auf der normalen Seite. Schließlich ist der Plexus brachialis (*Pl.br*), über dessen Vorhandensein im nächsten Kapitel noch einiges nachzutragen sein wird, näher an das Hyobranchialskelet herangerückt, offenbar eine Folge des Mangels eines Schultergürtels, um welchen dieser Plexus sich sonst herumwinden müßte, um zu seinem Endgebiet zu gelangen. Es zeigt sich hier, daß der Schultergürtel beim normalen Tier den Plexus caudalwärts zieht und in dieser Lage festhält, etwa wie der Aortenbogen den Nervus recurrens bei höheren Tieren. Für die Frage nach der Verschiebung der Extremitäten ist dieser Befund nicht ohne Bedeutung. Zeigt er doch, daß der Extremität eine aktive Beeinflussung der Lage des Nervenplexus zukommt und daß wir also anderseits berechtigt sind aus dem Verhalten der Nerven auf eine vorausgegangene oder noch bestehende[1] Einwirkung der Glied-

[1] Bei Amphibien ist höchstwahrscheinlich die Verschiebung der vorderen Extremität caudalwärts phylogenetisch weit zurückliegend. Sie muß es trotzdem gewesen sein, welche den Nervenplexus zwang, caudalwärts um den Schultergürtel herum zum Arm zu verlaufen. In der Ontogenie hatte sich bisher nur ein Zeichen für eine cranialwärts gerichtete Verschiebung der Vordergliedmaße bei Anuren gefunden (s. JORDAN, 1888, welcher nachwies, daß

Digitized by Google

maßen auf dieselben zu schließen. Damit bekommen die diesbezüglichen vergleichend-anatomischen Untersuchungen über Wanderungen von Extremitäten, welche auf Grund der Nervenverhältnisse erschlossen wurden, eine sichere ontogenetische Fundierung.

Die Derivate der Schlundhöhle und der Schlundtaschen sind auf der operierten Seite im wesentlichen dieselben wie auf der normalen. Dies ist das wichtigste Resultat für die Frage, welche wir uns in diesem Kapitel speziell gestellt haben. Sehen wir von der Thymus ab, welche gerade so gefunden wurde, wie auf der rechten Körperseite, jedoch in der Rekonstruktion keine Darstellung fand, weil sie wichtigere Teile verdeckt hätte, und abstrahieren wir von der Thyreoidea, welche hinter der Mandibula versteckt liegt, so bleiben die »mittleren Kiemenreste« (*KR*) und das »Epithelkörperchen« (*EpK*) MAURERS übrig; sie sind besonderer Betrachtung bedürftig. Die mittleren Kiemenreste sind auch hier den Kiemengefäßen (1—3) angeheftet; man sieht sie in latero-dorsaler Ansicht und zwar ist der Anfang am Integument so dargestellt, daß die obere Wand ein wenig abgetragen ist, so wie die Schnitte der Serie dies tatsächlich getan haben. Man sieht also das Loch in der Haut und bemerkt, wie dies in den anfänglich hohlen mittleren Kiemenrest hineinführt (*L*); daß im übrigen die mittleren Kiemenreste nach den Kiemengefäßen zu eine kompakte und wie üblich aus Epithelien und lymphoiden Zellen zusammengesetzte Masse bilden, ist auf den Schnitten ohne weiteres festzustellen. Auch das Epithelkörperchen ist partiell in den mittleren Kiemenrest eingelassen und lugt nur mit einem kleinen Teil ventral von demselben frei hervor. Alles ist also genau wie auf der normalen Seite, wenn man sich dort die vordere Extremität fortdenkt. Daraus folgt aber, daß das Loch, welches sich bei der in Fig. 1 Taf. XVI reproduzierten Larve äußerlich bildete und welches wir jetzt in seinem Zusammenhang mit der Tiefe untersucht haben (*L*, Fig. 6 Taf. XVI), nichts andres ist als die normale Perforation; es fehlt nur der typische Einschluß des Loches, nämlich der Oberarm, welcher durch das Loch hindurchgesteckt wird und welcher,

---

bei *Rana* die Anlage anfangs inmitten des Körpers liegt, daß aber später das Schultergelenk fast an den Vorderrand des mittleren Drittels verschoben ist). Diese Verschiebung ist jedenfalls phylogenetisch jünger und wahrscheinlich auf die ältere caudalwärts gerichtete in entgegengesetztem Sinne gefolgt, als die Reduktion des Kiemenkorbes gegenüber den fischähnlichen Vorfahren der Amphibien eintrat.

Digitized by Google

wie an der rechten Körperseite gezeigt wurde, kurz nach der Perforation caudalwärts von dem Loch und außerhalb desselben (Fig. 5 Taf. XVI) zu liegen scheint, weil derjenige Teil des Peribranchialraums, welcher den Schultergürtel umzieht und auch hinter demselben angetroffen wird (metazonal, Taf. XVII Fig. 1 *cdP*) frühzeitig verschwindet. Da in Fig. 6 Taf. XVI die Marke des Schultergürtels fehlt, ist hier nicht zu sagen, welcher Teil des Loches dem pro- und welcher etwa dem metazonalen Teil des äußeren Kiemensackes entspricht; möglicherweise ist das Homologon des letzteren hier gar nicht entwickelt, entsprechend der Rückbildung im typischen Entwicklungsgang.

Es ist damit bewiesen, daß die vordere Gliedmaße bei *Bombinator*-Larven nicht nötig ist, um die Bildung des Perforationsloches zu veranlassen, welches in der typischen Entwicklung zur Zeit der Metamorphose die Entbindung des äußeren Kiemensackes einleitet und durch welches das betreffende Vorderbein herausschlüpft. Denn die Perforation erfolgt auch bei völliger Abwesenheit der betreffenden Extremität von den ersten Stufen ihrer Entwicklung ab. Die Erscheinungen sind dieselben wie diejenigen auf der normalen Seite. Denn es bildet sich allemal eine verdünnte Stelle des Operculum und erst in dieser das Loch. Allerdings bleibt dasselbe klein und verschwindet bald oder bleibt sogar ganz aus. Zu dem Anstoß zur Bildung des Loches, welcher im Operculum selbst gelegen ist oder, wenn außerhalb, jedenfalls nicht in irgendeinem Teil der Extremität lokalisiert sein kann, muß also für die Erweiterung des Loches noch der Reiz hinzukommen, welchen die Extremität durch ihr Vorhandensein auf die Umgebung ausübt. Wir sehen aber schon aus den Fällen, wo nur eine Verdünnung der Wand des Peribranchialraumes auftritt und die Perforation, die doch in andern Fällen sicher beobachtet wurde, ausbleibt, daß solche negativen Merkmale variabel und nicht so bedeutungsvoll sind wie die positiven. Das Fehlen der einen vorderen Extremität bildet naturgemäß einen so schweren Eingriff in das Leben eines solchen Tierchens, wie noch des näheren für die am längsten aufgezogene Unke (Fig. 3 Taf. XVI) beschrieben werden wird, daß damit Involutionen so geringfügiger Art irgendwie zusammenhängen können. Die positive Produktion eines Zustandes unter solchen Verhältnissen hat ungleich höheren, weil unbestreitbaren Wert gegenüber dem Ausbleiben eines in der normalen Entwicklung zu erwartenden Typus.

Ehe ich auf die Frage nach der allgemeinen Bedeutung unseres

Digitized by Google

Befundes eingehe, möchte ich zunächst im folgenden Kapitel mitteilen, wie es gelang die Bildung einer vorderen Extremität bei den operierten Larven zu verhindern. Daran sollen sich im 3. Kapitel noch einige spezielle Protokolle und detailliertere Beschreibungen als Ergänzung dieses und des folgenden Abschnittes anreihen, welche hier vorläufig beiseite gelassen werden, um die Darstellung weniger schwerfällig zu machen. Darauf aber möchte ich schon hier hinweisen, daß weder die mikroskopische Untersuchung des vorliegenden Falles noch das Experiment per analogiam das Resultat erwarten ließ, welches die zuletzt mitgeteilten Defektversuche so klar und, wie ich denke, überzeugend dargetan haben. Ich wäre auch wohl kaum dazu gekommen diese Versuche zu planen, wenn mir nicht bei der Beobachtung von Larven, welche zu andern Zwecken operiert worden waren, eine Unke mit Perforationsloch und ohne Vorderbein an der betreffenden Seite zu Gesicht gekommen wäre.

2. Über die Regenerationsfähigkeit der Extremitäten bei Anurenlarven.

Über die Regenerationsfähigkeit der Gliedmaßen bei Anuren existiert eine ziemlich umfangreiche Literatur. Ich verweise wegen derselben auf das von Barfurth (1903) verfaßte Kapitel: »Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen« in O. Hertwigs »Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre« (Bd. III, Kap. 8, Lief. 17) und beschränke mich hier darauf die für uns wichtigen, allgemeineren Ergebnisse kurz hervorzuheben.

Während bei Fröschen nach der Metamorphose gar keine Regenerationsfähigkeit abgeschnittener Gliedmaßen beobachtet werden konnte (Fraisse), oder doch nur bei ganz jungen Tieren in gewissen Fällen ein Ersatz operativ entfernter Teile konstatiert wurde (Spallanzani), ließ sich bei Larven ein sehr ausgedehntes Regenerationsvermögen nachweisen (Barfurth). Im allgemeinen stimmen alle nachfolgenden Untersucher mit Barfurth darin überein, daß je jünger die Larve ist, um so kompletter die Regeneration erfolgt, daß mit zunehmendem Alter der Quappen dagegen das Vermögen, Verlorenes wiederherzustellen, abnimmt. Neuerdings haben diese Abhängigkeit vom Alter besonders Kammerer (1905) und A. Bauer (1905) nochmals geprüft und bestätigt. Alle diese Untersuchungen wurden jedoch ausschließlich oder doch vornehmlich an der hinteren

Digitized by Google

Extremität ausgeführt, welche ihrer freien Lage nach natürlich das bequemste Objekt für experimentelle oder auch gelegentliche natürliche Verletzungen durch Biß u. dgl. ist.

An der vorderen Extremität von Froschlarven hat E. F. Byrnes (1904) operiert und folgendes gefunden: »Die Regeneration der Vordergliedmaße ist zum Teil abhängig von der Entwicklung der Gliedmaße zur Zeit der Amputation. Je besser ausgebildet das Glied bereits ist, wenn die Verletzung stattfindet, desto unvollkommener pflegt die Regeneration zu sein und umgekehrt, je unvollkommener noch die Gestaltung des Gliedes ist, desto vollständigere Regeneration tritt ein.« Es ist das anscheinend dasselbe Resultat, welches auch bei Entfernung der hinteren Extremität bei Larven gewonnen wurde. Doch unterscheiden sich diese neueren Versuche von E. F. Byrnes von früheren derselben Autorin (1898) an hinteren Gliedmaßen von Larven in einem sehr wesentlichen Punkt. Bei der hinteren Extremität wurde das gesamte Anlagematerial entfernt, indem mit der heißen Nadel die betreffende Partie der Bauchwand, an welcher die Extremitätenknospe eben sichtbar geworden oder noch zu erwarten war, in sehr ausgedehnter Weise zerstört wurde. Es regenerierte dann trotzdem die Extremität und zwar häufig so vollkommen, daß die Larven später von normalen nicht zu unterscheiden waren. Es stammte also in diesen Fällen das Bildungsmaterial der Gliedmaße von benachbarten Partien der Bauchwand her, welche in der typischen normalen Entwicklung mit der Extremitätenbildung nichts zu tun haben. Bei der Vordergliedmaße wurde dagegen einmal in viel späteren Stadien operiert; denn bei den jüngsten war bereits eine umfängliche Knospe vorhanden. Bei jenen Larven, denen die Anlage der hinteren Extremität entnommen wurde, fehlte eine solche noch. Außerdem aber wurde niemals das gesamte Anlagematerial des Vorderbeines entfernt, sondern nur eine partielle Amputation vorgenommen. Byrnes hebt selbst hervor, daß ähnliche Experimente wie an der hinteren Extremität »have not been attempted in the anterior limb region, owing to the extreme difficulty of the operation on account of the position of the anterior limbs« (p. 176). Es wird gleichwohl, wegen der Identität der Amputationsergebnisse bei beiden Extremitätenformen der gewiß bei den damals vorliegenden Erfahrungen begreifliche aber, wie wir sehen werden, voreilige Schluß gezogen, daß die embryonalen Gewebe der Froschlarve das Vermögen besäßen am spezifischen Ort sowohl eine vordere wie eine hintere Extremität zu regenerieren, falls das eigentliche Anlage-

Digitized by Google

material entfernt wurde. Es würde danach die Bildung der Extremitäten in einer Beziehung eine große Ähnlichkeit haben mit der Anlage der Linse bei Amphibienlarven, welche von beliebigen andern Partien des Integumentes geliefert werden kann, falls die in der typischen Entwicklung allein in Betracht kommende Stelle an der Bildung verhindert oder sonstwie eine Entwicklung an andern Körperstellen angeregt wird. Speziell die Versuchsanordnung von SPEMANN (1904), welcher bei Tritonlarven die normal zur Entwicklung der Linse gebrauchte Partie des Ectoderms entfernte und dann sah, daß das zum Verschluß der Wunde benutzte Nachbarmaterial im stande war, seinerseits eine normale Linse zu bilden, ist in dieser Hinsicht parallel dem oben erwähnten Experiment von BYRNES bei Entfernung des Anlagematerials der hinteren Extremität und dessen Resultat. Nur bestände nach BYRNES bei der Gliedmaßenbildung keinerlei Correlation zu andern Organen des Körpers, also nichts etwa der Thigmomorphose Vergleichbares, welche seitens des Augenbechers bei Bildung der Linse ausgeübt wird.

Doch sind die Regenerationsverhältnisse der Extremitäten wesentlich komplizierter als von BYRNES angenommen wird. Entfernt man nämlich das Anlagematerial der vorderen Extremität in einem Stadium, in welchem die Gliedmaßenknospe als kugliges Knöpfchen im äußeren Kiemensack gelegen ist (bei *Bombinator*-Larven von 17—19 mm Länge), so tritt keine Regeneration ein.

Ich wurde auf dieses Verhalten aufmerksam bei meinen Transplantationen vorderer Extremitäten (1903), als ich versuchte, die Entnahmetiere (von denen die zu transplantierende Extremität herstammte) am Leben zu erhalten und aufzuziehen. Bei diesen Larven war mittels scharfer Messerchen das Operculum aufgeschnitten, die Gliedmaßenknospe samt ihrer Basis von der Vorniere abgelöst und aus der Umgebung excidiert worden. Das Resultat war mir anfangs so überraschend, daß ich nach den ersten spärlichen Ergebnissen, welche ich angesichts der Schwierigkeit der Aufzucht der Larven nach der eingreifenden Operation erzielen konnte, an der Tatsache immer noch zweifelte. Doch es gelang im Sommer 1904, sechs in der gleichen Weise operierte Larven (aus einer großen Zahl schwächlicher und unbrauchbarer Tiere) zu kräftiger, ganz normaler Gesamtentwicklung zu bringen und an ihnen die Folgen des gesetzten Defektes völlig sicher zu stellen. Von diesen Larven wurden vier Stück bis zur Metamorphose (eines von ihnen 6 Wochen über das Ende derselben hinaus) am Leben erhalten und dann fixiert;

Digitized by Google

die beiden andern wurden schon in jüngeren Stadien (10 und 30 Tage nach der Operation) zur Kontrolle der Veränderungen in den Zwischenstadien zwischen Operation und Metamorphose abgetötet. Die speziellen Protokolle werden im folgenden Kapitel mitgeteilt werden.

Hier verweise ich zunächst auf Fig. 6 Taf. XVI, welche im vorigen Kapitel bereits eingehend besprochen wurde. Obgleich das Tier (Fig. 1 Taf. XVI) bis fast zum Ende der Metamorphose aufgezogen wurde, ist keine Spur einer Regeneration der operativ entfernten Vordergliedmaße selbst eingetreten. Ich machte bereits darauf aufmerksam, daß trotzdem ein Plexus brachialis (*Pl br*) entwickelt ist. Derselbe ist allerdings dünner als derjenige der normalen Seite der Larve (Fig. 5 *Pl br*) und auch ventralwärts mit Muskelanlagen der Bauchwand in Verbindung. Um volle Sicherheit zu erlangen, wie sich die Teile aus der Umgebung des Schultergürtels nach Excision der Frühanlage der Extremität und faktischer Unterdrückung des Schultergürtels durch diesen Eingriff verhalten, untersuchte ich eine Larve, welche 10 Tage nach der Operation fixiert worden war (Journal SJ, t, 04) und bei welcher deshalb ein viel frischerer Befund als bei jenem alten bereits in Metamorphose befindlichen Exemplar zu erwarten war. Ich gehe hier nur auf das Notwendigste ein, da die Befunde am Nerven- und Muskel system in einer dem Abschluß nahen Publikation über die auf der Anatomenversammlung zu Jena bereits kurz skizzierten Transplantationen ausführlicher mitgeteilt werden sollen.

Bei dem 10 Tage nach der Operation fixierten Embryo findet sich da, wo man die Anlage des Schultergürtels erwarten sollte, kein solcher und auch nichts von Teilen der freien Extremität. An Stelle des Schultergürtels liegt eine Schicht besonders dichten, mit zahlreichen Pigmentzellen durchsetzten embryonalen Bindegewebes. Ich bezeichne es vorläufig als »Narbe«, weil es so aussieht, als ob hier die Verletzungsstelle sich narbig geschlossen hätte. Diese »Narbe« liegt einmal lateral von der Vorniere und cranial von dieser, was der Lage der typischen Extremitätenbasis entspricht; es gehen außerdem eine Reihe von Gebilden an sie heran, welche sonst an die Gliedmaße sich begeben.

Von Muskeln ist der Musculus trapezius zu bemerken, welcher aus der Nähe der Ohrkapsel so weit ventralwärts hinabzieht wie wenn die Scapula, an welcher er sich befestigen soll, vorhanden wäre. Es ist als solcher einmal durch seine Lage zu den übrigen

Digitized by Google

Weichteilen, dann aber insbesondere durch die Versorgung mit einem Vagusast, welche ich in der Serie feststellen konnte, gesichert. Daß das Muskelmaterial in allen seinen Bestandteilen vorhanden ist, geht daraus hervor, daß am distalen Ende eine Abspaltung fast ganz selbständig geworden ist: der Musculus interscapularis (FÜRBRINGER). Dieser Muskel ist allerdings etwas kleiner als derjenige auf der normalen Seite desselben Embryo, während der Trapezius beiderseits die gleiche Entwicklung zeigt.

Aus der Aufzucht von Larven, bei welchen die in unserm Fall entnommene Gliedmaßenanlage an einem andern Ort (neben der Hintergliedmaße) zur Entwicklung gebracht worden war, hatte sich ergeben, daß bei dieser transplantierten vorderen Extremität ebenfalls ein M. trapezius, allerdings ein kleiner und verkümmerter Muskel dieser Art, vorhanden ist und außerdem die wohl gebildete Anlage eines M. intercapsularis (BRAUS, 1904 A, S. 59). Die Vagusmuskulatur der Extremität wird also bei diesen Experimenten zweimal gebildet, einmal fern vom Vagus und also ohne den Einfluß des Nervensystems, nämlich bei der transplantierten Knospe, und das andre Mal in der Nähe und im Zusammenhang mit dem Vagus da, wo die Knospe entnommen wurde. Es ist höchst wahrscheinlich das Anlagematerial dieser Muskelgruppe, welches sich offenbar sehr früh an das Extremitätenblastem anlegt, bei der Operation zerschnitten worden und jeder Teil hat nach der Durchtrennung durch Regeneration das Fehlende ergänzt. Ich erschließe diesen Vorgang daraus, daß in dem einen Fall, bei der entnommenen Knospe, das distale Material sich typisch entwickelt und einen kompleten M. interscapularis gebildet hat, während das proximale zwar einen Trapezius, aber doch nur einen schmächtigen produzierte, daß anderseits dort, wo die Knospe excidiert wurde, das Entgegengesetzte zu sehen ist, nämlich typische Entwicklung des proximalen Teils zu einem normalen Trapezius, dagegen mangelhafte Anlage eines Interscapularis.

Von andern Extremitätenmuskeln treffen wir in unserm der Vordergliedmaße beraubten Objekt nur die Serratusmuskeln an, alle andern fehlen vollständig. Da die Serratusmuskulatur bei der transplantierten Knospe nicht zur Anlage und Entfaltung kommt, dagegen alle andern spinalen Extremitätenmuskeln sich bei ihr am richtigen Ort typisch entwickeln (l. c., S. 59), so wird durch diese Befunde die von M. FÜRBRINGER (1873 u. f.) aus vergleichend-anatomischen Befunden gezogene Schlußfolgerung bewiesen, daß nämlich die Serratusmuskulatur im Rumpfgebiet entsteht und sich

Digitized by Google

sekundär am Extremitätenskelet befestigt, daß dagegen alle übrigen spinalen Extremitätenmuskeln in der Gliedmaße selbst entstehen und da, wo sie im Rumpfgebiet gefunden werden, erst sekundär dorthin gelangt sind. Die erstere, die »Thoraxmuskulatur« wie ich sie nannte (l. c., S. 58), hat sich bei dem Entnahmetier entfaltet, obgleich die Extremität in der frühesten Anlage entfernt ist. Sie ist also unabhängig vom Gliedmaßenblastem. Sie ist dagegen abhängig vom topographisch dem Schultergürtel typisch benachbarten Rumpfblastem, denn sie ist fern von diesem, bei der transplantierten Knospe, nicht vorhanden, trotzdem andre Muskelanlagen, wie die Vagusmuskeln der Extremität, die doch auch vom typischen Ort weit weg transportiert wurden, sich gebildet haben. Die »Armmuskulatur« anderseits, wie ich alle übrigen spinalen Extremitätenmuskeln des Vorderbeines zusammenfassend in meinem Vortrag bezeichnete, ist nur in der transplantierten Knospe und nicht an der Entnahmestelle zur Anlage und zur Entfaltung gekommen, sie ist also abhängig vom Gliedmaßenblastem und unabhängig vom typisch benachbarten Rumpfblastem. Das ist der scharfe Gegensatz, welchen die Embryonalanalyse der beiden zueinander gehörigen operierten Tiere, des Entnahme- und Hauptiers, für die spinalen Gliedmaßenmuskeln ergeben hat und welcher M. Fürbringers Einteilung dieser Muskeln als tief begründet in der Ontogenese derselben nachweist.

Obgleich nun die gesamte Gruppe der »Armmuskulatur« bei dem untersuchten, 10 Tage nach der Operation fixierten Entnahmetier fehlt, so ist auffallenderweise doch der Plexus brachialis gerade so kräftig entwickelt wie auf der normalen Seite. Derselbe geht von der Wirbelsäule bis an die »Narbe« und so weit, wie die Schultergelenkgegend reicht; er endet zum größten Teil dort, wo die Nerven an die Schultermuskeln und um den Gürtel herum distal ziehen sollten und wo bei unserm Objekt eben alles, was das typische Endgebiet des Plexus bildet, in Wegfall gekommen ist. Es ergänzt dieser Befund den in Fig. 6 Taf. XVI abgebildeten, indem er zeigt, daß anfänglich der Plexus brachialis nicht so dünn und schmächtig, sondern in typischer Dicke und mit allen essentiellen Elementen (insbesondere Neurofibrillen) entwickelt sein kann, auch wenn die Extremität fehlt. Die Verschmächtigung bei dem älteren Objekt ist demnach eine sekundäre.

Der Befund am Plexus brachialis ist eine sehr deutliche Illustration dafür, daß die Entwicklung der peripheren Nervenfasern unabhängig ist von den Endorganen. Ich denke hier in erster

Digitized by Google

Linie an die motorischen Nervenfasern; denn daß sie in dem Plexus brachialis der defekten Larve fehlen sollten und die Nervenstämme also lediglich aus sensiblen Nerven zusammengesetzt wären, ist bei ihrer Dicke und dem Reichtum an Fibrillen im Vergleich zum Plexus an der normalen Seite auszuschließen. Da nun zur Zeit der Operation keine mikroskopisch sichtbaren Nervenfasern zu der Gliedmaßenanlage verlaufen (BRAUS, 1905 A, S. 438), so sind alle diese Fasern zu der Ausbildung, welche sie 10 Tage nach der Operation aufweisen, erst innerhalb dieser Frist gekommen. Dieser Befund kontrastiert außerordentlich gegenüber dem, was wir von der Reaktion des proximalen Stückes nicht embryonaler Nerven auf periphere Verletzung hin wissen. Bekanntlich hat das WALLERsche Gesetz, welches in seinem einen Teil besagte, daß in solchen Fällen die Ganglienzelle und der an ihr verbleibende Faserstumpf bis zur Verletzungsstelle hin von der Degeneration verschont bleibe, durch die Arbeiten zahlreicher Forscher (s. BETHE, 1903, S. 176), eine wesentliche Korrektur dahin erfahren, daß eine solche Degeneration und zwar sowohl eine solche der Ganglienzelle wie auch des Nervenstumpfes doch eintritt. Beim erwachsenen oder jugendlichen Nerven degeneriert also nach den neueren Autoren die Ganglienzelle und der centrale Nervenstumpf nach Durchschneidung der Fasern oder es bleibt nach WALLER im höchsten Falle derselbe status quo ante; bei embryonalen Nervenanlagen entwickeln sich nach solcher Durchschneidung der zu erwartenden, aber noch nicht sichtbaren Nervenbahn die Fibrillen und Scheiden im restierenden Stumpf progressiv, wie wenn kein Eingriff stattgefunden hätte! Späterhin allerdings — und, wie es scheint, gegen die Zeit der Metamorphose hin, wenn die Extremitäten mit spontanen Bewegungen beginnen würden — werden die Nervenstümpfe dünner (Fig. 6 Taf. XVI) und verhalten sich also dann so, wie es seitens jener neueren Autoren durch Durchschneidungsversuche bei jungen Tieren in vielen Fällen festgestellt ist.

In einer früheren Arbeit (1905 A) lieferte ich den Nachweis, daß die Strecke der erst zukünftig mikroskopisch nachweisbaren Nervenbahn, welche sich distal (cellulifugal) von der operativen Zertrennung befindet, unabhängig vom spezifisch zugehörigen proximalen Ende im Centralnervensystem zur Weiterentwicklung gebracht werden kann und also von diesem aus keiner formativen Einwirkung bedarf. Ebenso unabhängig von den spezifisch zugehörigen distalen Teilen, von Muskeln und vom Integument der Extremität, ist hier

Digitized by Google

die proximale (cellulipetale) Strecke der Nervenbahn entstanden. Es sei vorläufig nur auf diesen neuen tatsächlichen Beitrag zur Kenntnis von der hochgradigen ontogenetischen Unabhängigkeit der einzelnen Bestandteile des Nervensystems und der mit ihm verbundenen Anfangs- und Endorgane voneinander hingewiesen. Die vielfachen hypothetisch angenommenen formativen Beziehungen dieser Bestandteile untereinander sind, wie sich hier gezeigt hat, nicht notwendig für die Entwicklung.

Fassen wir die Befunde an dem untersuchten monobrachialen Embryo zusammen, so besteht der Defekt in völligem Mangel sämtlicher für das Gliedmaßenblastem selbst typischen Anlagen, also des gesamten Extremitätenskelets, der eigentlichen »Armmuskulatur« und selbstverständlich der in der Gliedmaße selbst liegenden Nerven.

Diese Teile, besonders das Skeletsystem der Extremität und speziell der Schultergürtel sind auch nicht etwa in der Entwicklung nur verzögert und doch auf regenerativem Weg später noch zu erwarten. Nicht nur bei dem durch Rekonstruktion genau fixierten Tier, welches die Metamorphose fast ganz überstanden hatte (Taf. XVI Fig. 1 und 6) fehlt eine Extremität oder Anlage zu einer solchen oder auch nur eine Spur eines wirklichen Schultergürtels oder anderer Skeletteile vollständig, auch bei andern, bis zur Metamorphose und lange über dieselbe hinaus aufgezogenen Larven (Protokolle siehe nächstes Kapitel) war von einer Extremität äußerlich (d. h. nach künstlicher Eröffnung des äußeren Kiemensackes oder nach Auftreten des Loches in der Außenwand desselben) nichts zu sehen (Taf. XVI Fig. 3). Dieses Resultat wurde benutzt, um die Correlation der Perforation des Operculum zu der Extremitätenbildung zu prüfen, was, wie im vorigen Abschnitt mitgeteilt wurde, zur Feststellung mangelnder causalphysiologischer Beziehungen zwischen beiden Prozessen führte.

Die einarmigen Larven zeichnen sich schon lange vor Durchbruch des normalen Vorderbeines durch eine eigentümliche Kopfhaltung gegenüber normalen Tieren aus. Dieselbe wird später, namentlich nach der Metamorphose immer deutlicher (Taf. XVI Fig. 3). Der Kopf ist nach der operierten Seite hin geneigt, etwa wie beim Caput obstipum. Der Schiefhals rührt offenbar von dem Defekt her, welchen der Verlust der Extremität setzt.

Solche Tiere schwimmen natürlich völlig normal, da sie ja dazu die Extremitäten nicht nötig haben. Der abgebildete kleine Tripode,

Digitized by Google

welchen ich in einem halb als Terrarium, halb als Aquarium eingerichteten Behälter hielt und welcher in der Entwicklung der Hautwarzen, dem kräftigen, gelb gefleckten Kolorit ganz wie normale junge Unken entwickelt war, konnte aber auch ziemlich geschickt springen. Allerdings schlug dabei immer die linke Seite des Kopfes auf den Boden auf, da der vorhandene Arm nicht etwa anders als gewöhnlich verwendet und mehr median aufgestellt wurde, wodurch dies wohl hätte vermieden werden können. Die kleine Unke gebrauchte vielmehr ihren Arm gerade so, wie wenn sie einen zweiten besäße, stellte ihn seitlich vom Körper ab, wie es normale Tiere tun. Sie paßte sich also darin nicht an ihren Defekt an. In dem Fall der von FULD (1901) aufgezogenen »Känguruh«-Hunde war dies anders. Der zweibeinige männliche Fox stellte das linke Hinterbein, wie die Fußabdrücke erkennen lassen und die Figurenerklärung ausdrücklich erwähnt, zuerst nach vorn fast unter die Mitte des Rumpfes; dann erst wurde mit beiden Beinen abgesprungen. Unsre Unke gewöhnte sich dagegen so an ihren Torticollis, daß sie im ruhigen Sitzen mit ihrem einzigen Arm, dem linken Hinterbein und der linken Kopfseite auf dem Boden aufruhte und dabei meistens, aber nicht immer, das rechte Hinterbein in der Luft trug. Legte ich das Tierchen auf den Rücken, so drehte es sich sehr gewandt und schnell herum und zwar so, daß das Vorderbein zu unterst zu liegen kam und dadurch nicht mithelfen konnte. Die Bewegung wurde also lediglich mit den Hinterbeinen ausgeführt.

Ich hätte gern die Unke noch länger am Leben gehalten, um zu beobachten, ob nicht doch noch eine Regulation derart erfolgt wäre, daß sie den einen Arm zweckmäßiger für ihren Zustand zu verwenden lernte. Denn das bisher Beschriebene zeigt ja, daß sie dies nicht tat. Aber das Tierchen magerte (im Unterschied zu normalen Kontrolltieren) immer mehr ab, wohl infolge der Ungeschicklichkeit und dadurch erschwerten Jagd auf Nahrung, so daß ich es schließlich tötete und fixierte.

Meine Larven, welchen die vordere Extremität als knospenförmige Anlage excidiert wurde, waren älter als diejenigen, bei welchen BYRNES ihre Zerstörungen der hinteren Extremität vornahm. Denn die letztere war entweder noch gar nicht oder nur in Form einer Mesenchymverdichtung differenziert. Es fehlte noch jegliche Vorwölbung der Gliedmaßenanlage nach außen. Es galt deshalb noch zu prüfen, ob bei der hinteren Extremität nach Excidierung der Anlage im entsprechenden Stadium wie demjenigen, in welchem

Digitized by Google

sich die vordere Extremität in meinen Versuchen befand, auch Regeneration erfolgt. Gleichzeitig sollte damit ermittelt werden, ob der Speciesunterschied (*Bombinator* oder *Rana*) und die Art der Operation (Excision oder Verbrennung) von Belang ist. Eine solche Kontrolle ist deshalb besonders notwendig, weil in der Literatur zufällig gefundene Mißbildungen mit Defekt der Hintergliedmaßen beschrieben sind (z. B. ein Fall von *Rana alticola* mit völliger Abwesenheit der Hinterbeine und partieller Unterdrückung des Beckens, N. ANNANDALE, 1905).

Es wurden zu den Kontrollversuchen *Bombinator*-Larven von 21 mm Länge (lebend gemessen) verwendet, bei welchen die hintere Extremität als kleines rundes Knöpfchen dorsal von der larvalen Analröhre liegt (Taf. XV Fig. 1). Wegen der Details verweise ich auch hier auf die Protokolle im folgenden Abschnitt. Das Resultat ist dieses, daß nach Excision der Knospe samt des Stückes Bauchwand, auf welchem sie sitzt, Verheilung der Wunde und dann von der verheilten Stelle aus wie in den Versuchen von BYRNES Neubildung eintrat. War die Wunde eine kleine, so erfolgte die Regeneration verhältnismäßig rasch. Am 5. Tage nach der Operation war in einem speziellen Fall (Protokoll HEI, 04 $\alpha\alpha$) die erste Prominenz sichtbar, während die normale Hintergliedmaße inzwischen beträchtlich gewachsen war. Drei Wochen p. op. war der Größenunterschied zwischen normaler und regenerierter Extremität fast gänzlich geschwunden.

Fig. 5 *a*.

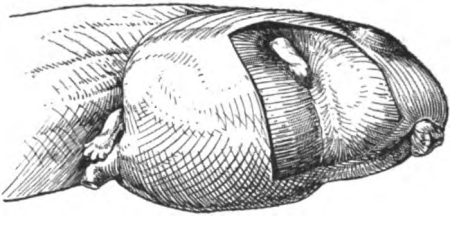
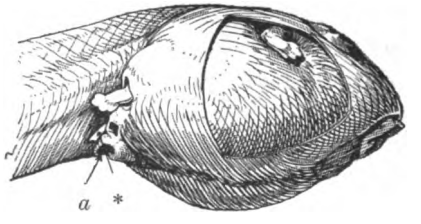


Fig. 5 *b*.



Bombinator-Larve mit regenerierter hinterer Extremität (*b*) und normale Larve (*a*) auf dem gleichen Entwicklungsstadium. (*b* ist auf Taf. XV Fig. 2 und 3 in toto abgebildet.) Vergr. 3½fach.

War dagegen die gesetzte Bauchwunde eine größere und war speziell der Darm mitverletzt worden, so bildete sich unter Umständen ein Anus praeternaturalis an der Operationsstelle aus. Es wurde dann die Regeneration bis nach dessen Verheilung ausgesetzt;

Digitized by Google

sie ist also mit Notwendigkeit an die typische Stelle gebunden. Es ist in Fig. 4 und 5 Taf. XV eine derartige Larve (Protokoll HEI, 04 Sch) abgebildet und zwar wie sie einen Monat nach der Operation aussah. Von der Operationswunde ist ein kleines schlitzförmiges Loch hinter den Extremitäten an der Schwanzwurzel, sonst aber keinerlei Defekt zurückgeblieben. Der Anus praeternaturalis ist ausgeheilt und der normale larvale Afterdarm wieder in Funktion. Dagegen ist sehr deutlich zu sehen, wie sehr die beiden Hinterextremitäten in Größe und Ausbildungsgrad der Form verschieden sind. Die normale, unbehelligt gebliebene rechte hat vier deutliche Zehenanlagen an der gut abgesetzten Fußplatte. Das Regenerat auf der linken Körperseite ist dagegen von einem kegelförmigen Zapfen ohne jede Gliederung gebildet. Die erste Andeutung derselben wurde in diesem Fall erst am 20. Tage nach der Operation bemerkt. Erst nach 25 Tagen trat die erste Spur beginnender Regeneration bei einer andern Larve äußerlich hervor, bei welcher ich, um eine möglichst ausgedehnte Wunde zu setzen, beide Anlagen der Hintergliedmaßen entfernte (Protokoll HEI, 04 G). In diesem Fall regenerierten beide und zwar synchron, nachdem das Tier die Folgen der furchtbaren Verletzung überstanden hatte und der Anus praeternaturalis geheilt war. Die jungen Extremitäten sahen wie normale aus, standen allerdings noch $1^1/_2$ Monat nach der Operation in auffallendem Gegensatz, was Größe und Formentwicklung angeht, zum Gesamthabitus der Larve, welche inzwischen stark gewachsen war. Einen Überblick über die Larve geben die Photographien Fig. 2 und 3 Taf. XV. Das Tier ist in demselben Maßstab in ihnen vergrößert wie die Larve in Fig. 1 derselben Tafel, welche in vivo an Größe und Ausbildungsgrad mit dem zur Operation verwendeten Exemplar genau übereinstimmte. Beide (das in Fig. 1 und das in Fig. 2 und 3 abgebildete Tier) sind in der gleichen Weise fixiert (L. Zenk.) und gehärtet, so daß die Photographien die Stärke des Wachstums direkt dartun. In Fig. 3 sitzen beide regenerierten Hintergliedmaßen an der typischen Stelle; aber sie weichen doch insofern von der Norm ab, als sie nicht eng der Schwanzwurzel anliegen, sondern (namentlich die auf der linken Seite des Tieres) nach außen abstehen und also untereinander divergieren. In Textfig. 5 ist dieselbe Larve (*b*) nach Freilegung ihrer linken vorderen Extremität (wegen der besseren Vergleichung mit Textfig. 5 *a* im Spiegelbild) in starker Vergrößerung skizziert und daneben in genau dem gleichen Maßstab eine normale Larve

Digitized by Google

abgebildet, deren vordere Extremität ebenfalls freigelegt ist (*a*). Dieselbe befindet sich, wie an der Zahl der Fingeranlagen zu erkennen ist, auf demselben Entwicklungsstadium wie das Vorderbein von *b*. Die regenerierte Hintergliedmaße von *b* steht dagegen deutlich an Höhe der Entwicklung gegenüber derjenigen von *a* zurück: einmal hat sie nur vier Zehenanlagen anstatt der fünf, welche *a* besitzt; ferner ist auch die Knickung an der Stelle des späteren Kniegelenks bei *a* ganz ausgesprochen und diejenige an Stelle des späteren Fußgelenks bereits angedeutet, während von beiden bei *b* noch nichts zu bemerken ist. Im übrigen aber sind die regenerierten Hintergliedmaßen von *b* völlig normal, d. h. in ihrer Form nicht zu unterscheiden von solchen typischen Anlagen, welche sich bei normalen Larven finden, die ihrem Gesamthabitus nach kleiner und jünger sind als *a* und *b* in Textfig. 5. Über dem verödeten larvalen Anus (*a*) hat sich bei unserm Tier ein neuer Anus gebildet. Auch ist bei * noch ein Defekt im ventralen Flossensaum von der Operation her erhalten.

Es fragt sich, wie der offenbare Gegensatz zwischen dem Regenerationsvermögen der Vorder- und Hintergliedmaßen zu erklären sei? Da bei der Bildung der hinteren Extremität irgendwelche Nachbarzellen des betreffenden Blastems, welche in der typischen Entwicklung nicht zum Aufbau der Gliedmaße gebraucht werden, doch zur Bildung einer solchen, und zwar, wie die Arbeit von Byrnes zeigt, mit den typischen Merkmalen des Hinterbeins befähigt sind, falls sie an die richtige Stelle gelangen, so ist es nicht gerade wahrscheinlich, daß potentia das Material am vorderen Ende des Rumpfes weniger geeignet für ähnliche Ersatzpflichten sein sollte. Denn alle Elemente des eigentlichen Rumpfes, welche wir an der Bildung der Gliedmaßen beteiligt sehen, mögen sie vom Ecto- oder Mesoderm herstammen, sind bei der Vorder- und Hintergliedmaße dieselben. Die der vorderen Gliedmaße eigentümlichen Vagusteile der Muskulatur kommen hier nicht in Betracht; denn der Musc. trapezius und der Musc. interscapularis sind auch an dem operierten Embryo trotz des bestehenden Defektes entwickelt. Im übrigen handelt es sich aber hüben wie drüben um Elemente des Skelets und der Weichteile, welche, sollte man meinen, nur durch die verschiedene seriale Position im metameren Körper voneinander differieren. Auch sind die Unterschiede zwischen fertigen Armen und Beinen gegenüber den zahlreichen Ähnlichkeiten derselben untereinander so verschwindende, daß die Differenzen zwischen den zu erreichenden Endzielen

Digitized by Google

der Entwicklung ebensowenig wie diejenigen zwischen den mikroskopisch sichtbaren Ausgang gebenden Anlagematerialien und deren Umgebung im Rumpf genügende sind, um eine Gegensätzlichkeit des Verhaltens der in Frage kommenden Zellen des Rumpfes verständlich zu machen.

Es scheint mir vielmehr die Annahme näher zu liegen, daß bei der vorderen Extremität, angesichts deren Nachbarschaft zum Kopf und dem was wir sonst von ihren Beziehungen zu diesem mutmaßen, eine auslösende Ursache nach Art eines formativen Reizes mit im Spiele ist, welche bei der hinteren Extremität fehlt. Um an die bekannten Beispiele von Kontaktreizen zu erinnern, nämlich an die Bildung der Arme der *Pluteus*-Larve infolge der Berührung des Ectoderms durch die Kalkspicula im Mesoderm (Herbst) und ferner an die Bildung der Linse des Amphibienauges infolge der Berührung des Ectoderms durch den sekundären Augenbecher (Spemann), so wäre es denkbar, daß in unserm Fall ein Bestandteil des Kopfes des Embryo erst die Auslösung geben muß, um das zur Bildung an sich befähigte (wie wir bei der Hintergliedmaße sehen), aber ohne diesen Anstoß in Passivität verharrende Material zu aktivieren.

Zur experimentellen Prüfung der Alternative, ob das Neubildungsvermögen der vorderen Extremität nur einfach bei totaler Ausrottung der bereits vorhandenen Anlage fehlt oder ob an sich gleiches Bildungsvermögen wie bei der Hintergliedmaße vorhanden, aber noch dazu ein besonderer vom Kopf herstammender Einfluß nötig ist, liegen bei Anuren an der betreffenden Lokalität ziemlich verwickelte und nicht gerade günstige Verhältnisse vor. Ich kann deshalb nur einen ganz vorläufigen Beitrag liefern, welcher nichts als der Anfang der Inangriffnahme des Problems sein soll. Versuche an Selachierembryonen, welche den morphologischen Bedingungen nach direktere und zuverlässigere Aufklärung versprechen, führten leider aus gewissen technischen Schwierigkeiten bisher zu keinem Ergebnis und andre Experimente an Amphibien konnten noch nicht zum Abschluß gebracht werden.

Ich habe zu den Versuchen, über welche ich hier berichten möchte, Larven von *Bufo* und *Rana fusca* benutzt; an solchen von *Bombinator* habe ich dieselben bis jetzt noch nicht wiederholen können, vermute aber, daß keine wichtigen Verschiedenheiten vorliegen werden. Die Larven waren viel jünger als die zu den oben beschriebenen Versuchen benutzten. Bei allen war das Operculum noch nicht gebildet; im übrigen wurden verschiedene Stadien

Digitized by Google

verwendet; von dem zu den Verwachsungsversuchen Borns gebräuchlichen Stadium angefangen bis zu solchen, bei welchen das Operculum auszuwachsen beginnt. Es genügt hier, einen der letzteren Fälle bei *Rana* näher zu beschreiben, weil er dem Alter nach den zu den Excisionsversuchen benutzten *Bombinator*-Larven verhältnismäßig am nächsten steht und außerdem topographisch übersichtlicher ist als die jüngeren Stadien.

Der Embryo (Journal R. f. XV a 01) war zur Zeit der Operation (lebend gemessen) 8 mm lang; die Kiemenbüschel (laterale Kiemen) der beiden vordersten Kiemenbogen besaßen außer ihrem Stamm bereits in Entwicklung begriffene Seitenzweige, während als Anlage des dritten nur ein cylindrischer Fortsatz ohne Äste vorhanden war (in Fig. 4 Taf. XVI ist ein Embryo gleicher Größe abgebildet). Das Operculum war, wie erwähnt, in erster Anlage. Eine Extremitätenanlage war noch nicht zu bemerken. Es wurde nun in zwei Zeiten mittels eines heißen Messerchens rechtsseitig so operiert, daß zunächst die vorhandenen Kiemenbüschel weggesengt wurden, um das eigentliche Operationsgebiet freizulegen. Nachdem sich der Embryo von dieser Operation erholt hatte, wurde (noch an demselben Tag) eine sehr ausgedehnte Verbrennung der ganzen Gegend der dritten äußeren Kieme bis in den Vornierenwulst vorgenommen. Dadurch wurde beabsichtigt, das Material der hinteren bereits in Anlage befindlichen und der noch zu erwartenden Kiemenregion und ferner die Stelle des für die vordere Extremität bestimmten Blastems zu zerstören. In der Tat war, solange das Operculum die Operationsgegend noch nicht verdeckte, an dem nekrotischen Zerfall der ganzen Kiemenpartie bis einschließlich der Vornierengegend zu konstatieren, daß die Zerstörung gelungen war. Da das Extremitätenblastem seiner Innervation nach im äußersten Fall zum 2.—4. Rumpfsegment gehört und also topographisch mit dem cranialen Teil der Vorniere (deren drei Kanälchen vom 2.—5. Segment gebildet werden) beisammen liegt, so war es aller Wahrscheinlichkeit nach mit zerstört. Dem mikroskopischen Befund beim ersten Auftreten nach ist das um so wahrscheinlicher, da das Gliedmaßenblastem kaum die Länge eines Myotoms erreicht, also noch viel komprimierter ist als nach dem Nervenbefund erwartet werden sollte, und da es dann der cranialen Hälfte der Vorniere anliegt. Nachher spielen sich die Neubildungen am Kiemenkorb und der Extremität im äußeren Kiemensack im Verborgenen ab. Das Tier wurde 35 Tage nach der Operation fixiert.

Die mikroskopische Untersuchung (Serie) zeigt, daß auf der

Digitized by Google

operierten Seite sowohl der Kiemenkorb wie die vordere Extremität völlig normal gebildet sind. Zwischen der operierten und der nicht operierten Seite des Embryo bemerkte ich keinen Unterschied. Die Larve befindet sich bei einer Totallänge von 18 mm auf einem Entwicklungsstadium, in welchem die Kiemenbogen knorplig angelegt sind, die vordere Extremität die Gestalt eines cylindrischen Zapfens besitzt und die Stimmlade von zwei Verdichtungen, den ersten Anlagen des Kehlkopfskelets flankiert wird.

Dieses Experiment wurde an einer großen Zahl von Larven, die zur Zeit der Operation gerade so weit wie der in Fig. 4 Taf. XVI abgebildete Embryo entwickelt oder jünger waren, immer mit demselben Resultat wiederholt, daß nach Eröffnung des Operculum makroskopisch ein normaler Befund wie auf der operierten Seite erhoben werden konnte. Es ist deshalb anzunehmen, daß auch mikroskopisch wie bei dem vorhin beschriebenen Exemplar alles trotz des gesetzten Defektes typisch entwickelt war.

Ausgang und Ende dieser Versuche sind also — zum großen Unterschied von den zu Anfang dieses Kapitels beschriebenen Defektversuchen an den Vordergliedmaßen älterer Larven — in Übereinstimmung mit den referierten Resultaten von E. Byrnes (1898) bei ihren Zerstörungen der typischen Hintergliedmaßengegend. Auch bei meinen Larven war zur Zeit der Operation entweder noch nicht das Stadium erreicht, in welchem das erste Zeichen der Anlage der vorderen Extremität mikroskopisch sichtbar ist, oder es war, bei den älteren Larven aus dieser Serie, erst ein Stadium der Extremitätenanlage in Form einer minimalen Mesenchymverdichtung aber ohne jedes äußerliche Hervortreten derselben eingetreten.

Es ist also nachgewiesen, daß gerade so wie bei der hinteren Extremität auch bei der vorderen die Neubildung der Gliedmaße möglich ist, wenn nur in hinreichend jungen Stadien eine Vernichtung des typisch zur Bildung benutzten Materials oder des Territoriums, wo die Anlage stattfinden soll, herbeigeführt worden ist. Ich verzichte hier auf eine nähere Analyse der im speziellen in Betracht kommenden Möglichkeiten; es genügt festgestellt zu haben, daß die Verhältnisse dieselben sind wie diejenigen in den Experimenten von Byrnes (1898) an der Hintergliedmaße.

Wie erklärt sich nun aber die Gegensätzlichkeit der vorderen Extremität zur hinteren, daß nämlich bei der ersteren bald die Fähigkeit, nach Totalexstirpation zu regenerieren, erlischt, wie im Anfang dieses Kapitels nachgewiesen wurde, während bei der

Digitized by Google

hinteren Extremität in den gleichen älteren Stadien, wie ich zeigte, nach wie vor diese Fähigkeit bestehen bleibt?

Man könnte zunächst daran denken, daß die vordere Extremität überhaupt weniger regenerationsfähig sei als die hintere und deshalb auch bereits in jüngeren Stadien aufhöre, sich nach Totalexstirpation der Anlage zu ersetzen. Zumal da von älteren Larven (Bauer, 1905) bekannt ist, daß die Regeneration um so leichter ist, je weniger von der Gliedmaße entfernt wird, um so schwieriger aber, je mehr amputiert wurde, könnte der Fall so liegen, daß hier, wo auch die Anlage des Schultergürtels experimentell verhindert wurde, eine Regeneration wegen der Größe des Defektes nicht mehr möglich war. Die Arbeit von E. Byrnes aus dem Jahre 1904 zusammen mit den Versuchen Barfurths (1894) hat aber gerade den Nachweis gebracht, daß eine solche Gegensätzlichkeit in der regenerativen Potenz zwischen vorderer und hinterer Gliedmaße nicht besteht. Wir wissen, daß bei allen Verstümmelungen, welche Teile der Vorderbeinanlagen betrafen, die gleiche Regeneration wie bei Hinterbeinen eintritt und daß diese Potenz bis zur Metamorphose bei beiden Gliedmaßen die gleichgradige ist. Es ist also im höchsten Grad unwahrscheinlich, daß so früh in der Entwicklung schon das Ganze sich total anders verhalten sollte wie seine Teile. Auch sei daran erinnert, daß gerade das hohe Maß von Regenerationsfähigkeit der vorderen Extremitätenanlage der Anuren es war, auf welche sich Morgan (1901) berief, als er die vermeintlichen direkten Beziehungen zwischen regenerativer Kraft und Nützlichkeit derselben für das Individuum (Weismann u. a.) kritisierte. E. Byrnes hat mit Glück dieses Argument aufgegriffen und darauf hingewiesen, daß die Vorderbeine der Kaulquappen, welche unter ihrem Operculum vor Verletzungen geschützt sind und bei welchen man gerade in diesem Stadium, wenn die Regenerationsfähigkeit sich nach der Nützlichkeit richtete, keine besondere Potenz dieser Art erwarten sollte, solche in hohem Maß besitzen, sie dagegen einbüßen, wenn sie den äußeren Kiemensack verlassen haben und nun viel leichter von Schädlichkeiten getroffen werden als während des larvalen Lebens.

Ich vermute daher, daß die Potenz des Rumpfmaterials für die Neubildung komplet zerstörter Anlagen von Vorder- und Hintergliedmaßen in allen diesen Stadien dieselbe ist und suche die Erklärung für das merkwürdige Verhalten des Blastems der vorderen Extremitäten in folgendem. Nehmen wir an, daß in den ganz jungen Stadien, in welchen eine Aktivierung dieser Potenz möglich

Digitized by Google

ist, irgend ein Einfluß vorhanden sei, welcher aktivierend wirkt, daß dieser Einfluß aber in den späteren Stadien nicht mehr auftreten und daß dann auch keine Regeneration mehr erfolgen kann, so wäre der Wechsel der Correlationen ein ähnlicher, wie er bei der Bildung des Auges von *Rana fusca* bereits ermittelt ist. Dort ist der formativ wirkende Einfluß bekannt; es ist der Kontaktreiz der cerebralen Augenblase auf das Hautectoderm. Derselbe kann aber nur in jüngeren Stadien zustande kommen, solange sich nicht Mesodermteile zwischen Epidermis und Augenbecher geschoben haben (SPEMANN). Sehen wir von den dort möglichen Regenerationen von andern Stellen (vom oberen Irisrand) ab, da Derartiges bei unserm Fall nicht beobachtet wurde, so ist etwas Ähnliches wie bei den vorderen Gliedmaßenanlagen vorhanden: anfänglich ist das Hautectoderm imstande bei Verlust der normal gebildeten Linse eine neue zu liefern, später geht diese Möglichkeit durch eine andre Konstellation zugrunde. Formative Einflüsse sind also sicherlich imstande ein Verhalten, wie das bei den Vorderbeinanlagen der Anuren dargelegte, zustande zu bringen.

Auch über den Sitz des Einflusses möchte ich wenigstens eine Vermutung äußern. Daß derselbe von der Kiemenregion ausgeht ist deshalb wahrscheinlich, weil deren Nähe für die Anlage der vorderen Extremität spezifisch ist, während die hintere, welche sich gegensätzlich im vorliegenden Fall zu ihr verhält, ähnliche Gebilde in ihrer Nachbarschaft nicht besitzt. Beziehungen zur Kiemenregion sind außerdem — wenigstens für den Schultergürtel — anatomisch bekannt (die den Kiemenmuskeln entsprechenden, vom Vagus versorgten M. trapezius und interscapularis) und werden von der meiner Überzeugung nach wohl begründeten GEGENBAURschen Gliedmaßenhypothese als genetisch besonders innige angenommen. Gerade in der dem Extremitätenblastem zunächst liegenden Partie des Visceralskelets befinden sich aber Materialien, welche nur eine beschränkte Dauer im Entwicklungsleben der Anurenlarven haben. Wie DRÜNER zuerst (1902, 1904) bei *Siredon*-Larven nachwies, besitzen die Amphibien noch Reste eines sechsten Visceralbogens und der zugehörigen Schlundtasche. GREIL (1903, 1905) studierte speziell bei Anurenlarven das Auftreten dieses Bogens und der sechsten Schlundtasche und fand, daß abgesehen von unbedeutenden Resten (ultimobranchiale Körperchen), welche aber auch bei gewissen Formen, wie gerade bei *Bombinator*, ganz fehlen, diese Anlage völlig verloren geht, und zwar um die Zeit der Bildung des äußeren Kiemensackes.

Digitized by Google

In den Experimenten bei *Rana*, bei welchen das Operculum erst in den ersten Anfängen gebildet war, regenerierte die hintere Kiemenregion und eine Vordergliedmaße kam zustande. Es liegt deshalb, wie ich meine, die Vermutung nahe, daß solange die hintere Kiemenregion komplett ist, formative Einflüsse auf das Gliedmaßenblastem von ihr ausgehen, daß aber dieselben von selbst erlöschen, wenn die sechste Schlundtasche und die zu ihr gehörigen spezifischen Visceralteile verschwunden sind. Das ist in den Stadien der Fall, in welchen — nach völliger Ausbildung des Peribranchialraumes — die Excision der Gliedmaßenknospe keine Neubildung zur Folge hat.

Ich habe versucht die Annahme einer solchen Correlation und die nähere Art derselben durch geeignete experimentelle Eingriffe auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen; doch sind die Ergebnisse noch nicht sicher genug, um sie hier schon mitteilen zu können. Vorläufig handelt es sich also nur um eine Vermutung.

3. Auszüge aus den Protokollen über die angestellten Versuche und andre Ergänzungen zu Kapitel 1 und 2.

a. Experimente an der vorderen Extremität.

I. Vorversuch.

Es sollte die Möglichkeit geprüft werden, ob durch die Eröffnung des äußeren Kiemensackes bei Entnahme der Extremitätenanlage, also durch die künstliche Perforation des Operculum, Veränderungen geschaffen würden, welche den späteren natürlichen Entbindungsmechanismus beeinflussen könnten.

21. VII. 1904. *Bombinator*-Larve, 23 mm lang. Äußerer Kiemensack bis auf Atemloch geschlossen. Es wird auf der linken Körperseite das Operculum über der Anlage der vorderen Extremität aufgeschnitten und ein Stück desselben excidiert. Die Extremitätenanlage bleibt unberührt. Durch das Loch sind zwei Kiemenbogen und die Extremitätenknospe sichtbar.

23. VII. Das Loch an der Operationsstelle ist stark verkleinert, mit glatten Rändern. Das Operculum ist etwas eingezogen.

3. VIII. Das Loch ist minimal, für eine feine Nadel aber durchgängig. Die Einziehung des Operculum ist verschwunden.

26. VIII. Die Larve steht kurz vor der Metamorphose. Die Ellenbogen der vorderen Extremitäten buchten das Operculum als lateral stark vorspringende Höcker aus (Stelle der bald zu erwartenden Perforation). Links ist ein kleines, in Narkose mit feiner Borste durchgängiges Loch im Operculum vorhanden, welches nasalwärts von der Vorbuchtung des linken Ellenbogens liegt. Larve fixiert.

Digitized by Google

Der Versuch beweist, daß derjenige Materialbezirk des Operculum, welcher für die typische Perforation während der Metamorphose allein in Betracht kommt, durch die Operation bei jungen Larven nicht tangiert werden kann, weil er in diesem Stadium noch gar nicht existiert. Die künstliche Eröffnung des Operculum bei der Larve von 23 mm Länge (also sogar bei einem etwas älteren Stadium als dem gewöhnlich benutzten!) erfolgte im caudalsten Bezirk des äußeren Kiemensackes, in welchem sich die Anlage der vorderen Extremität befindet. Da das Loch, welches bis zuletzt nachweisbar blieb, nasalwärts vor dem Ellenbogen des Arms gefunden wurde, so ist die Außenwand des Peribranchialraumes vom Operationstag bis zur Metamorphose in ihren caudalen Partien so verändert worden, daß die ganze Strecke, welche die Extremität, speziell deren Ellenbogen, zuletzt bedeckt, erst nach der Operation entstanden und an ihren definitiven Platz gelangt ist. Nur dadurch erklärt es sich, daß die Extremität nicht unmittelbar an dem Defekt wie bei der Operation, sondern caudalwärts von der zurückgebliebenen Marke liegt.

II. Excisionen der Gliedmaßenknospe bei Bombinatorlarven.

Ich gebe zunächst den Auszug aus dem Protokoll einer isoliert aufgezogenen Larve, aus welchem die Frühstadien der gewöhnlich eintretenden Veränderung zu ersehen sind. Daran schließe ich eine Gruppe von Larven, welche in gleicher Weise operiert und gemeinsam aufgezogen wurden, um zu zeigen, wie sich dieselben zur Zeit der Metamorphose und später verhielten. Bei allen wurde die Operation auf der linken Körperseite in Chloroformnarkose mittels sehr scharfer Messerchen vorgenommen. Die excidierten Extremitätenknospen bilden einen Teil derjenigen, welche zur Implantation auf andre gleich alte Larven Verwendung fanden und also sich dort weiter entwickelten (Braus, 1905). Die Totalgröße der Larven am Tage der Operation schwankte zwischen 17—19 mm Länge (vgl. Taf. XV Fig. 1), erreichte gelegentlich auch 20 mm. Da dieselbe sehr stark von der Ausbildung des Ruderschwanzes bedingt wird, welche nicht genau parallel zur Gesamtentwicklung der Larve erfolgt, so richtete ich mich speziell nach dem Aussehen der Extremitätenknospe selbst; es wurde das kugelige Stadium derselben gewählt[1].

[1] In Fällen, in welchen es besonders darauf ankommt festzustellen, in welchem Stadium histiogenetischer Sonderung sich das entnommene Material

Digitized by Google

Journal SJt 04:

8. VI. 1904. Eröffnung des Operculum wie beim Vorversuch (siehe oben). Jedoch Excision der Extremitätenknospe samt ihrer Basis.

9. VI. Einige äußere Kiemenfäden ragen aus dem Defekt des Operculum heraus.

10. VI. Das Tier ist gewachsen. Der Defekt besitzt glatte Ränder. Die äußeren Kiemenfäden ragen nur wenig hervor.

16. VI. Dasselbe. Die linke Bauch- und Kiemenseite sind eingezogen, so daß die Larve nach dieser Seite etwas gekrümmt ist und asymmetrisch aussieht.

18. VI. Derselbe Befund. Jedoch ist der Defekt des Kiemendeckels stark verkleinert. Das Tier ist groß, kräftig. Fixiert in ZENKER. Serie.

In diesem Fall, also 10 Tage p. o., ist an Stelle der excidierten Extremität eine »Narbe« vorhanden; Regeneration ist nicht erfolgt (vgl. im übrigen S. 532).

Journal SJA — *u*, *v*, *w*, *y*, *z*, 04:

Operation am 5. bis 13. VI. 1904. Diese fünf Larven gehörten einer Gruppe von 15 operierten Tieren an. Alle übrigen gingen ein oder wurden als zu schwächlich beseitigt.

Die Exemplare *u* und *v* wurden am 9. bzw. 14. VII. konserviert, ehe eine Perforationsstelle am Operculum auf der operierten Seite sichtbar wurde. (Die normale Seite von *v* ist in Fig. 2 Taf. XVI abgebildet.) Bei beiden wurde der Kiemendeckel geöffnet; eine Extremität an Stelle des gesetzten Defekts war nicht vorhanden.

Ich gehe etwas näher ein auf *w*, *y* und *z*.

Journal SJA *w* 04:

17. VII. Die rechte vordere Extremität ist voll durchgebrochen. Die Basis des Oberarms ist von den knapp anliegenden Rändern des Durchbruchloches umgeben. Spitzen von äußeren Kiemenfäden sind vorn neben dem Oberarm sichtbar. Das linke Operculum ist völlig intakt (also jede Spur des durch die Operation gesetzten Defekts ist ausgeheilt).

19. VII. Die Larve befindet sich in einem größeren, mit Tuffsteinfelsen versehenen Aquarium. Sie ist imstande, aus dem Wasser herauszukriechen, ist aber, da sie bloß einen Arm hat, auf dem höckerigen Felsen recht unbeholfen. Sie sitzt meist still in einem Loch des Felsens.

Gegenüber der normalen vorderen Extremität ist links eine ovale Stelle der Kiemensackwand durchsichtig, dünn. In diesem Hof befindet sich ein Schlitz, welcher in den äußeren Kiemensack hineinführt: Beginn der Perforation (Taf. XVI Fig. 1).

Die rechte Extremität ist in einigem Abstand von den Rändern des stark erweiterten Perforationsloches umgeben. Dorsal von der Gliedmaße führt ein Schlitz in den noch erhaltenen Rest des Peribranchialraumes hinein; im übrigen

---

befindet, wurde das Entnahmetier direkt nach der Operation fixiert, um die intakte Extremität zur Kontrolle zu benutzen (1904 B, 1905). Hier schien es mir zweckmäßiger, das excidierte Stück weiter aufzuziehen (vgl. S. 533), anstatt es zu fixieren.

Digitized by Google

liegen die Ränder des Perforationsloches der Unterlage fest an (s. Figur). Das Atemloch in der Medianlinie ist bereits resorbiert.

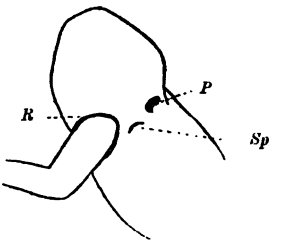
Fixiert in ZENKER. Rekonstruktionen der normalen und abnormen Halsseite Taf. XVI Fig. 5 und 6.

Journal SJA *y* 04:

19. VII. Die normale rechte Vorderextremität bricht durch. Links ist keine Veränderung an der äußeren Kiemensackwand zu sehen (auch nicht bei genauer Inspizierung in Chloroformnarkose). Das mediane Atemloch ist noch vorhanden, der Schwanz der Larve ist noch groß.

22. VII. Der Schwanz der Larve ist in voller Reduktion. Das mediane Atemloch ist noch vorhanden, allerdings verschmälert (Textfigur 6 *Sp*). Daneben hat sich auf der linken Körperseite ein Loch gebildet, welches weiter ist als das Spiraculum und welches in den äußeren Kiemensack hineinführt: Perforationsloch (*P*). Die Ränder des Perforationsloches der normalen rechten Seite liegen der Unterlage allenthalben fest an. Das Loch ist sehr stark erweitert (*R*).

Fig. 6.



Bombinator (Journal S J A, *y* 04). Skizze (ohne Größenangabe) 22. VII. 04 mittags.

24. VII. Das Perforationsloch der operierten Seite hat sich nicht vergrößert. Es liegt jedoch jetzt in einer Partie der äußeren Kiemensackwand, welche durchsichtig (also dünner als die Umgebung) geworden ist und als runder Hof das Loch umgibt. Das Tier ist munter und flink in seinen Bewegungen.

25. VII. Auf der gesunden Seite ist die Grenze des Perforationsloches noch als feine Linie zu erkennen, längs welcher die ursprünglich freien Ränder desselben mit der inneren Auskleidung des Peribranchialraumes verschmolzen sind. Diese Linie ist eiförmig und reicht bis zur Medianebene des Körpers. Der umgrenzte Bezirk, auf welchem die Vordergliedmaße wurzelt, liegt in demselben Niveau mit der übrigen Haut und hat auch ganz das Aussehen dieser. Vom Atemloch und dem Perforationsloch der operierten Seite ist nichts mehr zu sehen. An Stelle der verdünnten Hautpartie (s. 24. VII.) befindet sich ein weißlicher Streifen, der wie eine Narbe aussieht. Der Kopf ist so nach links und unten geneigt, daß dieser Streifen in einem Knick zwischen Rumpf und Kopf liegt.

Die folgenden Notizen melden übereinstimmend, daß die Neigung des Kopfes stets vom Tier innegehalten wird. Die Metamorphose ist beendet und die junge Unke wächst sehr gut. Die auf S. 536 mitgeteilten Beobachtungen über das Verhalten beim Umdrehen, über das Springen und Schwimmen wurden mehrfach, besonders kurz vor dem Tod (Fixierung 27. VIII.) der Unke angestellt. Die Abbildung Taf. XVI Fig. 3 ist nach einer stereoskopischen Photographie des lebenden Tieres, welche am 5. VIII. aufgenommen wurde, gezeichnet.

Journal SJA, *x*, 04:

22. VII. Der rechte Arm bricht durch. Der Kopf ist etwas nach links geneigt, was namentlich bei dorsaler Ansicht deutlich ist. Die linke Kiemensackwand ist glatt und zeigt keine Veränderungen. Das Atemloch ist vorhanden.

Digitized by Google

25. VII. Das Tier kriecht aus dem Wasser an dem Felsen des Aquariums in die Höhe und wird in ein Terrarium mit kleinen Wasserpfützen übertragen. Es ist sehr lebhaft. In leichter Narkose ist auf der Unterseite kein durchgängiges Atemloch mehr zu finden, wohl jedoch eine weißliche Stelle dort, wo das Atemloch lag. Vom Perforationsloch der normalen Seite ist ein Streifen erhalten, welcher dem ursprünglich freien Rand entspricht (vgl. *y* am 25. VII.) und welcher bis dicht an die Marke des ehemaligen Atemloches reicht. Auf der operierten Körperseite (links) findet sich in der Falte, welche durch die schiefe Kopfhaltung bedingt ist, eine durchscheinende Stelle. Dieselbe ist an keiner Stelle perforiert.

26. VII. Die Larve ist über Nacht gestorben. Die dünne Membran besteht links wie am Tage vorher und ist nicht perforiert. Das Tier wird in Formol-Alkohol konserviert. Das Häutchen ist so dünn, daß dasselbe beim Versuch, den Kopf der Unke aufzubiegen, um es besser betrachten zu können, sofort einreißt, trotzdem sehr schonend und vorsichtig zu Werke gegangen wurde.

Diese drei Protokolle (*w*, *y*, *x*) stimmen darin überein, daß bis zur Metamorphose und (bei *y*) weit über dieselbe hinaus keine Vordergliedmaße an Stelle der weggenommenen Anlage gebildet wurde. Dadurch wird das schon bei den früh abgetöteten, jüngeren Defekttieren gewonnene Resultat bestätigt, daß eine Regeneration bei diesen Versuchen nicht, auch nicht verspätet erfolgt.

In allen drei Fällen bildete sich auf der operierten Seite, trotzdem keine Vordergliedmaße vorhanden war, ein verdünnter, durchscheinender Hof in der äußeren Wand des Kiemensackes. In zwei Fällen (*w*, *y*) war in diesem Hof ein Perforationsloch vorhanden, in einem Fall trat dasselbe nicht auf. Vielleicht wäre dasselbe noch entstanden, wenn die Larve länger gelebt hätte; doch ist dies deshalb nicht gerade wahrscheinlich, weil bei *y* das Perforationsloch zuerst sichtbar war und der durchscheinende Hof erst später auftrat und weil bei *w* möglicherweise dasselbe der Fall war, zum mindesten aber Hof und Loch gleichzeitig da waren.

Man könnte daran denken, daß das Perforationsloch im typischen Verlauf der Entwicklung nicht nur die Aufgabe hätte der Extremität den Austritt aus ihrer Klausur zu ermöglichen, sondern daß auch durch dasselbe oder doch einen Teil desselben (vgl. die Bemerkung über den Schlitz vor der normalen Extremität im Protokoll über *w* am 19. VII.) dem Atemwasser Zutritt zu dem Rest des äußeren Kiemensackes verschafft und so das etwa gleichzeitig zugrunde gehende mediane Atemloch ersetzt würde. Es könnte daraus geschlossen werden, daß das Perforationsloch der operierten Seite nicht als eine nutzlose Reminiszenz in den Experimenten ent-

Digitized by Google

stände, sondern als nützliche, für die Atmung notwendige Einrichtung.

Dies wäre aber deshalb unzutreffend, weil die Larven auch so lange sie im Wasser während der Metamorphose oder nach derselben verweilen, nicht mehr mit ihren Kiemen atmen können, weil diese in Obliteration begriffen sind. Man kann sich leicht überzeugen, daß zu dieser Zeit die kleinen Unken so atmen, daß sie die Nasenöffnungen über den Wasserspiegel erheben. Bei der Aufzucht besteht sogar eine gewisse Gefahr, wenn die Tiere zur Zeit der Metamorphose in zu tiefen Wasserbecken gehalten werden, daß sie darin ertrinken, weil sie mitunter nicht kräftig genug oder aus irgend welchen andern Gründen nicht imstande sind, den Wasserspiegel und die atmosphärische Luft zu erreichen. Dies ist ein biologischer Beweis, daß die Kiemen nicht mehr gebraucht werden können. Außerdem aber geht aus den Protokollen hervor, daß die Perforation nicht immer auf der operierten Seite erfolgt, trotzdem das Atemloch bereits verschwunden ist, daß aber wohl eine Verdünnung der äußeren Kiemensackwand in diesem Fall gefunden wurde. Wenn dagegen die Einrichtung von Bedeutung für die Atmung wäre, würde das Umgekehrte zu erwarten sein, nämlich daß stets die Perforation erfolgte und höchstens die Verdünnung gelegentlich ausbliebe. Schließlich hat die mikroskopische Untersuchung des Exemplars *w* ergeben, daß die Kiemenbüschel zugrunde gegangen und nur noch Überbleibsel von ihnen und den Schlundtaschen in den »mittleren Kiemenresten« (Taf. XVI Fig. 6 *mKR*) übrig waren; diese sind aber ihrer ganzen Struktur nach sicher völlig außer stande respiratorisch zu funktionieren. Es ist dabei wichtig, daß die Degeneration bereits eingetreten war, als die Perforation der Haut bei der kleinen Unke erfolgte; denn das Tier wurde sofort fixiert, als ich dieselbe auffand; jedenfalls war zwei Tage vorher noch keine Spur einer Perforation vorhanden (siehe Protokoll zu *w* vom 22. und 24. VII.).

Es ist also das kleine Loch auf der abrachialen Körperseite der beiden Unken *w* und *y* zweifellos eine bloße Reminiszenz der in der typischen Entwicklung für den Entbindungsmechanismus notwendigen Perforation des Operculum. Da eine wirkliche Benutzung durch eine durchschlüpfende und weiterhin in dem Loch verharrende Extremität nicht eintritt, so erweitert sich dasselbe nicht wie auf der normalen Seite, sondern tritt alsbald wie die ganze Nachbarschaft in Involution ein.

Digitized by Google

III. Verbrennung der Kiemen- und Gliedmaßengegend bei jungen Ranalarven.

Das Material bestand aus Larven von *Rana fusca*. Operiert wurden 35 Larven mit einem heißen Messerchen, welches wie bei der Rouxschen heißen Nadel durch eine übergeschobene, stark erhitzte Messingkugel heiß gehalten wurde. Es wurden entweder ein- oder beiderseitig ausgedehnte Defekte der Kiemenregion bis einschl. der vorderen Partie des Vornierenwulstes gesetzt. Darauf wurden die Larven aufgezogen. Bei den meisten trat völlige Ausheilung ein, so daß die heranwachsenden Tiere keine Abweichung von normalen Larven zeigten. Nach dem Ausgangsstadium lassen sich die Larven in zwei Gruppen teilen:

1) solche, welche zur Zeit der Operation noch keine Anlagen lateraler Kiemenbüschel erkennen ließen (mit Schwanzknospe);
2) solche mit Anlagen lateraler Kiemenbüschel zur Zeit der Operation, aber mit noch nicht geschlossener Peribranchialhöhle.

Die Resultate waren bei beiden Gruppen dieselben. Ich gebe als Beispiel für jede Gruppe Auszüge aus dem Protokoll eines Versuches wieder.

1. Journal R. f. 01 VIII.

11. IV. Embryo, 5,7 mm lang, ohne Spur einer Anlage lateraler Kiemen auf dem Kiemenfeld. Vier Schlundtaschen scheinen durch. Der Vornierenwulst ist deutlich. Die Schwanzknospe ist als Stummelchen eben gegen den Bauch abgesetzt.

Morgens wird mit dem Kugelmesser die rechte Kiemenplatte bis in die Mundhöhle hinein durchgesengt und die anschließende caudale Partie bis in den Vornierenwulst hinein zerstört. Abends ist die Wunde bereits so weit verheilt, daß kein Dotter mehr vorliegt. Der Defekt im Ectoderm hat glatte Ränder.

12. IV. Die Larve ist sehr frisch und lebhaft. Auf der normalen linken Seite sind zwei Anlagen lateraler Kiemen gebildet. Sie bestehen aus gekrümmten Stummelchen mit kleinen seitlichen Protuberanzen (den Anlagen der Seitenfransen der Kiemenbüschel). Die zweite Kieme ist etwas größer als die vorderste. Auf der operierten Seite (rechts) ist eine Kiemenanlage als kurzer Stummel deutlich. Caudal von derselben eine minimale Erhebung, vielleicht die erste Spur der zweiten Kieme.

13. IV. Länge des Embryo 6,5 mm.

Links: die beiden vordersten Kiemen haben deutliche Seitensprossen. Hinter ihnen ein kleines Stummelchen als Anlage der dritten Kieme.

Rechts: eine Kieme, von derem Stamm drei deutlich gesonderte und außerdem zwei undeutlich gegeneinander abgesetzte Fransenanlagen ausgehen. Hinter dieser Kieme und in der Lateralansicht ganz von ihr verdeckt besteht eine kleine, breite Platte, die Anlage einer zweiten Kieme.

Digitized by Google

15. IV. Länge 8,6 mm.

Links: dritte Kieme mit langem Stammfaden und einem längeren und einem kürzeren Seitenfortsatz.

Rechts: erste Kieme mit sechs langen und einem kleinen Seitensproß. Die zweite Kieme ist ein langer, fingerförmiger Kegel, ohne Seitensprossen.

16. IV. Länge 10 mm.

Links: dritte Kieme mit zwei längeren und mehreren kurzen Seitensprossen.

Rechts: erste Kieme voll entwickelt. Zweite Kieme hat einen ganz kurzen Seitensproß. Keine dritte Kieme.

21. IV. Länge 13,2 mm.

Operculum beiderseits gebildet. Die Kiefer werden bewegt.

Links: der Peribranchialraum ist hinten offen. Am freien Rand des Operculum ragen Kiemenbüschel ziemlich weit ins Freie.

Rechts: Peribranchialraum hinten, wie es scheint, nicht offen. Jedenfalls ragen keine Kiemenbüschel heraus, dieselben sind ganz durch das Operculum überdeckt.

23. IV. Länge 15 mm.

Links: Kiemengefäße mit Blutcirculation durch Peribranchialraum hindurch sichtbar. Bewegung des Kiemenkorbes.

Rechts: das Bild ist viel undeutlicher als links. Es sind mit Sicherheit nur zwei Kiemen zu zählen, vielleicht fehlt die dritte. Bewegungen auch nur im vorderen Teil des Peribranchialraumes.

15. V. Länge 21 mm. Die Larve wird fixiert.

Nach Eröffnung der Peribranchialhöhle auf der operierten Seite (rechts) ist zu sehen, daß der Kiemenkorb aus den typischen vier Branchialia besteht. Zwischen ihnen drei mit Filterleistchen ausgekleidete Kiemenspalten. Die im Peribranchialraum gelegenen respiratorischen Anhänge (Kiemen) sind links gerade so dicht wie rechts und schätzungsweise beiderseits gleich zahlreich. Hinter dem Kiemenkorb findet sich eine Gliedmaßenknospe. Dieselbe ist gerade so groß wie diejenige auf der nicht operierten Seite. Beide sind oval, $^2/_5$ mm lang und $^1/_3$ mm breit und befinden sich am typischen Ort und in typischer Achsenstellung. Es hat in diesem Fall die Regeneration auf der operierten Seite makroskopisch zu völlig typischen Verhältnissen geführt. Eine mikroskopische Untersuchung wurde beim folgenden Fall vorgenommen.

2. Journal R. f. XVa 01.

16. IV. Embryo 8 mm lang.

Operculum eben sichtbar. Die beiden vordersten lateralen Kiemen mit zahlreichen Sekundärsprossen; die dritte Anlage ohne Seitensprossen, nur ein kurzer Fortsatz (der Embryo war vollkommen gleich in seinem Aussehen und auch so lang wie der in Fig. 4 Taf. XVI abgebildete; bei letzterem war zufällig die rechte vorderste Kieme verkümmert, ein Umstand, der die Operation erleichterte).

Es wird in zwei Zeiten operiert. 1) Wegsengen der lateralen Kiemenbüschel der rechten Seite; 2) Verbrennung der dritten rechten Kieme und ihrer Umgebung einschl. des vorderen Teils vom Vornierenwulst durch zweimaliges tiefes Versenken des glühenden Kugelmessers.

17. IV. Länge 9 mm. Rechts neugebildete laterale Kiemen als Höckerchen sichtbar.

Digitized by Google

21. IV. Länge 12,6 mm. Opercula beiderseits gleich lang. Links schauen Enden von Kiemenbüscheln am hinteren Rand des Operculum hervor; rechts ist dies nicht der Fall.

21. V. In ZENKERscher Fl. fixiert. Länge (in Alkohol gemessen) 18 mm. Serie. Rekonstruktion der hinteren Kiemenregion, vorderen Extremität und des Kehlkopfeingangs nach KASTSCHENKO ergibt rechts und links völlig übereinstimmende Bilder. Die Extremität befindet sich auf dem Stadium der kugeligen Knospe.

b. Experimente an der hinteren Extremität.

Hier sollen als Ergänzung zu der kurzen Beschreibung auf S. 538 noch einige Auszüge aus den Protokollen mitgeteilt werden, um den Ausgangspunkt und Verlauf meiner Experimente gegenüber denen von E. BYRNES (1898) genau zu präzisieren. Die Versuche wurden an *Bombinator*-Larven angestellt.

1. Journal HEJ $\alpha\alpha$ 04 Nr. 6.

18. VII. Embryo von 21 mm Länge (vgl. Photographie einer gleich großen Larve, Taf. XV Fig. 1). Hintere Extremitäten kleine halbkugelige Prominenzen. Die linke Anlage wird so excidiert, daß ein möglichst kleiner Defekt entsteht. Der Afterdarm wird an einer Stelle ein wenig verletzt.

21. VII. Das Tier ist sehr kräftig, munter. Die linke Seite des larvalen Afterdarmes ist etwas runzlig, aber nicht defekt. Der Kot geht den normalen Weg. Die linke hintere Gliedmaße fehlt. Die Stelle, wo sie sitzen sollte, ist glatt.

23. VII. Kleine, runde Prominenz an der typischen Stelle für die linke hintere Extremität.

30. VII. Das normale rechte Hinterbein ist etwa doppelt so groß als das regenerierte linke.

10. VIII. Das Tier ist der Metamorphose nahe. Beide Hinterbeine sind ungefähr gleich groß. Sie sind meist an den Leib angezogen, werden aber hin und wieder mit beim Schwimmen benutzt. Schwimmhäute zwischen den fünf Zehen eines jeden der beiden Hinterfüße. Bei genauem Vergleich zeigt sich, daß das linke Bein ein wenig schmächtiger ist als das rechte; das ist aber auch der einzige Unterschied zwischen normaler und regenerierter Hintergliedmaße.

2. Journal HEJ, Sch. 04 Nr. 9.

21. VII. Embryo 21 mm lang (vgl. Taf. XV Fig. 1). Hintere Extremitätenknospe halbkugelig. Die linke wird excidiert. Dabei Verletzung des Darmes.

23. VII. An Stelle der linken Hintergliedmaße besteht ein Loch, aus welchem Kot abfließt. Die normale Anlage bildet einen Zapfen ohne Gliederung.

24. VII. Die Larve ist sehr dick geworden, munter schwimmend und fressend. Das Loch ist klein, mit glatten, scharfen Rändern. Es tritt noch Kot aus demselben heraus.

26. VII. Derselbe Befund auf der operierten Seite. Aus dem Anus praeternaturalis fließt viel Kot ab.

Digitized by Google

30. VII. Das Loch ist noch vorhanden, doch läßt sich kein Kotaustritt mehr beobachten. Die normale Öffnung des larvalen Afterdarmes ist durchgängig. Von einer linken Hintergliedmaßenanlage ist nichts zu bemerken Rechts besteht die normale Anlage aus einem großen Zapfen.

5. VIII. Kein Regenerat links zu sehen.

10. VIII. An Stelle des Anus praeternaturalis besteht eine Vertiefung des Integuments. Im Grunde derselben erhebt sich ein kleines Knötchen. Ein Loch ist nicht mehr vorhanden. Der Kot geht den normalen Weg. Das rechte Hinterbein hat fünf Zehenanlagen.

15. VIII. Befund derselbe, alles etwas größer.

23. VIII. Die regenerierte Anlage ist zu einem Kegel ausgewachsen, der keine Zehenanlagen aufweist (Taf. XV Fig. 4). Das normale rechte Hinterbein ist größer geworden und hat deutliche Zehen (Taf. XV Fig. 5). Der Embryo wird fixiert. Die Aufnahmen sind nach Entfernung des Schwanzes vom fixierten Tier genommen (Bauchwand aufgeschnitten und Eingeweide herauspräpariert).

3. Journal HEJ, G. 04 Nr. 8.

21. VII. Embryo von 21 mm Länge (vgl. Taf. XV Fig. 1). Hintere Gliedmaßenknospen halbkugelig. Es wird die linke excidiert, dabei aber die ganze Umgebung des ventralen Flossensaumes und die Unterlage so weit mit umschnitten, daß ein großes Loch entsteht, welches bis auf die andre Körperseite hindurchgeht. Auch die rechte Anlage ist dadurch in Wegfall gekommen.

23. VII. Der Embryo hat gelbliche Farbe, ist schlaff, wenig beweglich. Das Loch an der Schwanzwurzel ist noch sehr groß.

24. VII. Hautfarbe und Mattigkeit sind dieselben. Es ist keine Extremitätenanlage sichtbar.

26. VII. Die Hautfarbe ist weniger gelblich. Die Larve ist in beständiger, hastiger Bewegung. Der Defekt ist verkleinert. Aus demselben tritt viel Kot heraus.

5. VIII. Die Hautfarbe noch immer heller als bei normalen Tieren gleicher Größe. Der Kot tritt etwas links von der Medianebene aus dem Loch an der Schwanzwurzel heraus.

10. VIII. Ein allseitig begrenzter Anus praeternaturalis ist entstanden, aus welchem dünner, grüner Kot herausquillt. Getrennt von demselben ist noch ein schlitzförmiges Loch im ventralen Flossensaum vorhanden. Es hat sich also innerhalb des Defekts die Wurzel des larvalen Afterdarmes so weit regeneriert, daß dieselbe bis auf den Anus praeternaturalis wieder normal geworden ist.

15. VIII. Die Larve hat zum erstenmal wieder normale Hautfarbe. Beiderseits sind an der typischen Stelle kleine Höckerchen als Anlagen der Hintergliedmaßen vorhanden.

23. VIII. Das Tier ist groß, stark. In Narkose untersucht, zeigt sich, daß noch ein schmaler Schlitz im ventralen Flossensaum existiert und daß der Anus praeternaturalis offen, die normale Öffnung des larvalen Afterdarmes aber verklebt ist. Es hat sich die widernatürliche Analöffnung etwas distalwärts verschoben, so daß zwischen der linken Extremität und derselben ein ziemlicher Zwischenraum besteht. Die regenerierten Gliedmaßen sind kleine Zapfen,

Digitized by Google

die in keinem Verhältnis (was Größe und Höhe der Entwicklung ihrer Form angeht) zum Gesamthabitus der Larve stehen.

5. IX. Die Regenerate sind gleich weit entwickelt, mit vier Zehenanlagen. Der Anus praeternaturalis funktioniert noch. Es ist noch ein schmaler Schlitz in dem ventralen Schwanzflossensaum vorhanden.

Fixiert. Stereoskop. Photogr. Taf. XV Fig. 2, 3. Nach der Aufnahme wurde die vordere Extremität freigelegt und nochmals photographiert. Nach dieser Aufnahme ist Textfig. 5 *b* (S. 538) gezeichnet.

4. Reflexionen.

a. Casuistische Betrachtungen über den Entbindungsmechanismus beim Hervortreten der Vorderbeine der Unke aus der Peribranchialhöhle.

Die hier gewählte Bezeichnung »Entbindung« für den Vorgang während der Metamorphose der Anuren, welcher die im äußeren Kiemensack bis dahin eingeschlossenen Vorderbeine aus ihrer Klausur befreit und erst ihre spezifische Funktion als Fortbewegungsorgane ermöglicht, deutet schon darauf hin, daß gewisse Ähnlichkeiten zwischen den bei der Geburt eines Fötus an den Eihüllen stattfindenden Vorgängen und den beim Operculum und bei künstlich hervorgerufenen ähnlichen Perforationen des Integumentes im ersten Kapitel dieser Arbeit speziell festgestellten Erscheinungen bestehen. Beim Menschen wird der Fötus aus dem Uterus und den ihn zunächst umgebenden Eihüllen mütterlicher und fötaler Abkunft bekanntlich dadurch befreit, daß die letzteren gewöhnlich an der Stelle des eröffneten Muttermundes platzen und dadurch dem Kind den Weg nach außen freigeben. Nur ausnahmsweise bleiben die Eihäute intakt und werden als das Kind völlig umhüllende »Glückshaube«, mit diesem geboren. Die Eröffnung der Eihäute in den typischen Fällen verläuft unter dem Druck des Fruchtwassers, speziell des Vorwassers, d. h. desjenigen Teiles des amniogenen Flüssigkeitsquantums, welches sich beim Eintreten des Kopfes in das kleine Becken (wenn die Blase »sich stellt«) vor dem Kopf befindet und nun nicht mehr neben demselben her nach hinten ausweichen kann. Unter der Einwirkung der stärker werdenden Kontraktionen des Uterus wird dieser Teil der prall gefüllten Fruchtblase durch den Muttermund hindurch vorgetrieben und typischerweise zum Platzen gebracht, wenn die Eröffnung des Muttermundes die Maximalgröße erreicht hat.

Die physiologische Ähnlichkeit dieses Vorganges mit dem Er-

Digitized by Google

scheinen der Vorderbeine bei unsern schwanzlosen Lurchen, einem der ganzen morphologischen Bedeutung nach natürlich völlig heterogenen Prozeß, besteht darin, daß auch in dem äußeren Kiemensack der Anurenlarven drückende Kräfte wirken, mit welchen zugleich eine hochgradige Abplattung und partielle Vernichtung der Gewebsschichten in der Außenwand desselben an der Stelle, wo die Perforation stattfinden soll, einhergeht. Bei künstlich unter andre Stellen des Operculum oder des Kopfintegumentes überhaupt außerhalb des äußeren Kiemensackes transplantierten Gliedmaßenanlagen, bei welchen andre als von diesen Anlagen selbst ausgehende Wirkungen ausgeschlossen werden konnten, zeigte sich, daß wirklich die Druckwirkungen schließlich so gesteigert werden können, bis durch ihren Einfluß das Integument perforiert wird. Was also bei dem Geburtsmechanismus des Menschen die von Muskelkräften des mütterlichen Organismus angetriebene, an sich tote Masse des Amnionwassers zustande bringt, das verursacht in diesen künstlichen Fällen der Wachstumsdruck des sich ständig vergrößernden Tumors, den die transplantierte Gliedmaße bildet. In diesen Fällen ist (wenigstens in meinem Fall Taf. XVII Fig. 6) auch eine Art »Amnion« durch allseitige epitheliale Auskleidung einer Höhle um die Extremität herum, allerdings mit zahlreichen »amniotischen Fäden« (Taf. XVII Fig. 7), vorhanden. Das Gemeinsame mit der Geburt eines Fötus besteht also darin, daß im Hohlraum einer Kapsel wirkende Druckkräfte (freilich von verschiedener Herkunft) schließlich deren Wand sprengen.

Beim Operculum zeigte sich aber, daß trotz der pressenden, mit makro- und mikroskopischen Umgestaltungsvorgängen seiner Schichten einhergehenden Einflüssen mit Sicherheit die eigentliche Perforation unabhängig von diesen Druckwirkungen einsetzt. Denn sie tritt auch ein, wenn der pressende Faktor entfernt und damit jede Druckwirkung im Keime erstickt wird, wie experimentell der betreffenden Vorderbeinanlage beraubte Unken beweisen (Taf. XVI Fig. 1 und Textfig. 6, S. 549).

Ist dieser Unterschied gegenüber den künstlich transplantierten Gliedmaßen und dem Geburtsmechanismus eigentlich verwunderlich? Daran kann ja kein Zweifel sein, daß bei der Geburt eines Kindes die Perforation der Eihäute gewaltsam durch den Druck des Vorwassers erfolgt und nicht etwa aus in den Eihäuten selbst wirkenden Kräften auch ohne die Druckwirkung geschehen kann. Es beweist dies das Vorkommen der »Glückshaube« in Fällen, in welchen

Digitized by Google

die Quantität des Vorwassers und deshalb sein Druck nicht hinreicht, um die Blase zu sprengen.

Würde man sich vorstellen, daß einst die Vorderbeine in der Phylogenie der Anuren, nachdem sie einmal unter das Operculum geraten waren, sich ihren Weg ins Freie durch ihren Wachstumsdruck wie die künstlich transplantierten Gliedmaßen gewaltsam erzwangen und daß dann durch beständige Wiederholung dieses Vorganges von Kind zu Kind eine vererbte Wirkung dieses Reizes auf das Operculum bei der Descendenz zustande gekommen wäre, so würde es sich, um diese Annahme in die Worte und Begriffsbildungen von R. Semon (1904) zu kleiden, beim äußeren Kiemensack der Anuren um ein bestimmtes »Engramm« des Operculum handeln. Die Fähigkeit von sich aus durch eine ihm innewohnende Art von Gedächtniskraft, die »mnemische« Erregung, das Perforationsloch zu bilden, sobald eine bestimmte energetische Situation, die Metamorphose, wiederkehrt und die Erregung auslöst (»ekphoriert«), wäre an die Stelle der ursprünglich direkt während der Metamorphose auf das Operculum einwirkenden Faktoren getreten. Bei der Perforation der Eihüllen während der Geburt eines Kindes wäre nun etwas Derartiges allerdings nicht vorhanden, aber auch nicht zu erwarten.

Denn das Material, bei welchem am Operculum die Perforation einsetzt, ist wirklich ein und dasselbe, welches in jeder individuellen Entwicklung immer wieder aufs neue dahinschwindet, um dem betreffenden Vorderbein im richtigen Augenblick Platz zu machen. Bei den Eihäuten ist das Material an der Perforationsstelle aber immer ein andres. Am deutlichsten ist dies bei der Decidua capsularis. Denn dieselbe geht aus demjenigen Teil der Uterusschleimhaut hervor, an welcher sich das befruchtete Ei einnistet. Da die Implantation an den verschiedensten Stellen der Uteruswand eintreten kann, so wird immer andres Material derselben zur Beteiligung am Aufbau der Eihäute und also auch zu den damit verknüpften Folgen, der schließlichen Zerstörung bei der Perforation durch Vorwasser und Kind bestimmt. Nicht ganz so wechselnd, aber doch keineswegs konstant, ist die Herkunftsstelle des fötalen Bestandteiles der beteiligten Eihautstelle. Hier ist also eine Erinnerung an Früheres, eine »mnemische« Erregung, die durch die Geburt »ekphoriert« werden könnte, nicht möglich, da zum mindesten Teile des Materials immer wieder neu eingestellte Rekruten sind. Dasselbe gilt für die künstlich unter Integumentteile trans-

Digitized by Google

plantierten Gliedmaßen. An andern Stellen der Eihäute, z. B. an der Decidua vera, wo immer dasselbe Material zur Verwendung kommt, ist denn auch zu bemerken, daß die Loslösung nicht erst rein gewaltsam bei der Geburt eintritt, sondern daß sich schon vorher eine Schicht schwammig auflockert. Freilich ist es schwer, bei den erheblichen Wachstumsverschiebungen im graviden Uterus mit Sicherheit zu sagen, inwieweit diese Veränderung wirklich in situ bedingt oder von andern Stellen des Uterus veranlaßt ist. Außerdem kann die Vorbereitung für die definitive Trennung der Decidua in den bei der Geburt abgehenden und den im Uterus restierenden Teil keine vollständige sein, da der Sitz der definitiven Spaltung dieser Haut schwankt, indem bald eine dickere, bald eine dünnere Lamelle oder unter Umständen gar nichts von derselben abgeht.

Viel deutlicher ist vielleicht ein andrer Befreiungsvorgang, den das Ei bereits erlitten hat, ehe es in den Oviduct und Uterus eintritt. Der Austritt aus dem Graafschen Follikel ist ja auch eine Art Entbindung, deren Mechanismus mit den uns hier beschäftigenden Einrichtungen verglichen werden kann. Der »Follikelsprung« wird in den vorliegenden Beschreibungen allgemein, soweit ich sehe, auf den Druck des Liquor folliculi zurückgeführt, welcher nicht plötzlich die bereits vorher verdünnte, gefäßlos gewordene und manchmal fettig entartete Stelle der Ovarialoberfläche sprengt, sondern sie erst allmählich zum Einreißen bringt. Daß nicht periodisch an den Ovulationsterminen und vielleicht durch dieselben bei diesem Vorgang »Engramme ekphoriert« werden, d. h. ohne Einfluß des Follikels eine Perforation der Ovarialoberfläche erfolgen kann, geht bei den meisten Tieren daraus hervor, daß Stigmata an jeder beliebigen Stelle der Eioberfläche gefunden werden. Es könnte höchstens so sein, daß die Vergrößerung desjenigen Graafschen Follikels, welcher das Ei der nächsten Ovulation enthält, einen formativen Kontaktreiz auf die peripheren Stromaschichten der Keimdrüse ausübt und dadurch selbsttätige Umwandlungsprozesse derselben in Gang setzt. Aber darüber wissen wir nichts Bestimmtes[1]. Interessant wäre

[1] Es ist jedenfalls auffallend, daß Eierstocksschwangerschaften innerhalb des vorher eingerissenen Follikels zustande kommen können (s. z. B. Freund und Thomé, Virchows Archiv. Bd. 183. S. 54). Wäre hier der Druck des wachsenden Follikels die alleinige Ursache für das Platzen gewesen, bevor das Ei befruchtet war, so ist nicht einzusehen, wie so nach der Befruchtung in demselben Follikel eine ganze Frucht einschl. Embryo entstehen konnte und trotz dieser gewaltigen Vergrößerung kein Bersten erfolgte. Reifei und be-

Digitized by Google

es einmal über solche Fälle Details des mikroskopischen Geschehens in den verschiedenen Phasen kennen zu lernen, bei welchen die Narbe bestimmt lokalisiert ist (z. B. in der »Emissionsgrube« des Pferdes). Dort kommt immer dasselbe Material zur Perforation. Dort wäre also am ehesten ein Mechanismus analog dem beim Operculum der Anuren aufgedeckten zu erwarten.

Die bisher besprochenen Fälle hatten mit dem unsrigen eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit, indem bei ihnen auch ein Eingeschlossenes befreit wird, eine »Entbindung« eintritt. Es wäre nicht schwer, noch andre, darin der Perforation des Operculum vergleichbare Prozesse bei Tieren und namentlich auch Pflanzen aufzufinden.

Es wird jedoch für unsre Einsicht in die allgemeinen biologischen Phänomene förderlicher sein, anstatt Beispiele von derartig mehr äußerlicher Ähnlichkeit andre heranzuziehen, bei welchen ein analoges causal-physiologisches Verhältnis vorzuliegen scheint, trotzdem das biologische Bild ein ganz andres ist, als bei den besprochenen Perforationsvorgängen. Ich meine alle die Phänomene, in welchen Entwicklungsvorgänge an verschiedenen Stellen des embryonalen Körpers für sich und jedenfalls unabhängig voneinander verlaufen (als Selbstdifferenzierungen, Roux) um sich dann zur Zeit der funktionellen Inanspruchnahme harmonisch zu einem geschlossenen einheitlichen Ganzen zusammenzufügen. Wesentlich für uns ist der exakte Nachweis, daß später da eine feste Abhängigkeit besteht, wo anfänglich gänzliche Unabhängigkeit vorhanden war, wie ja auch beim Operculum schließlich Extremität und Perforationsloch sich wechselseitig bedingen, obgleich sie anfänglich in der Ontogenese so entstehen, als ob sie nichts miteinander zu tun hätten.

Wir finden auf diesem Gebiet eine nicht unbeträchtliche Zahl von Beispielen, bei welchen dieses nicht mehr neue Problem erörtert worden ist; aber schließlich sind die meisten dieser Fälle auf Grund deskriptiver Tatsachen analysiert und nur wenige experimentell entschieden worden. Am besten wird dies zutage treten, wenn ich kurz das hierhin Gehörige zusammenstelle.

Von der ersten Gruppe (den bis jetzt nicht experimentell entschiedenen Fällen) ist eines der klarsten Beispiele die Beziehung der Schalenbildung zur Ovulation bei gewissen Eiern. Be-

---

fruchtetes Ei wirken also offenbar in verschiedener formativer Art auf die Eierstocksrinde ein.

Digitized by Google

kanntlich kommen bei Hühnereiern Fälle vor, bei welchen die Kalkschale und das Eiweiß vorhanden sind, aber kein Gelbei gefunden wird (»Windeier«). Dasselbe beobachtete J. RÜCKERT (1899, S. 594) bei Haifischeiern (*Pristiurus*). Solche Eier sind kleiner als gewöhnlich, da die dehnbare junge Hornschale, wie RÜCKERT meint, durch den Dotter nicht erweitert wurde. In der Tat sind Schalen- und Dottergröße bei *Pristiurus* in wechselseitiger Beziehung, wie ich aus einem Fall schließe, den ich in Neapel in der Zoologischen Station zu Gesicht bekam. Hier war das Eigelb sehr klein (7 mm Durchmesser statt 15—17 mm). Auch die Schale war klein geblieben, allerdings in nicht so erheblichem Maß (3,5 cm Länge statt 4,5 cm).

Die Bestandteile des fertigen Eies, die Eizelle selbst (Gelbei) und die sekundären Hüllen (Eiweiß und Außenschale) sind eng aneinander gebunden, da die Existenz des einen ohne den andern zwecklos oder unmöglich sein würde. Trotzdem bilden sich, wie diese »Windeier« zeigen, das Ei im Ovarium und die Schale in der betreffenden Drüse des Eileiters unabhängig von einander aus. Beide sind allerdings so in sich oder von andern Stellen des Körpers aus reguliert, daß meistens im Augenblick, wo das befruchtete Ei die Schalendrüse passiert, rechtzeitig eine Kapsel für dasselbe gebildet wird oder eine solche hinreichend vorbereitet ist, um das Gelbei aufzunehmen. Wären die beiden Prozesse direkt aneinander gebunden, so könnte nicht der eine ohne den andern in Betrieb gesetzt werden, wie es allem Anschein nach in den erwähnten Fällen geschieht.

Besonders kraß, weil wie es scheint periodisch bei jeder Ovulation wiederkehrend, fand ich diese Verhältnisse bei dem Tiefseehai *Centrophorus granulosus*. Ich fischte von diesem seltenen Fisch an der sizilischen Küste viele reife Weibchen und entnahm (außer andern, von meinen Gehilfen geöffneten Fischen) persönlich den graviden Tieren in 11 Fällen Embryonen für diesbezügliche Untersuchungen. Dabei sah ich, daß regelmäßig nur der rechte Uterus ein einziges befruchtetes Ei enthielt. Dasselbe ist bei dieser Species anfänglich in einer äußerst dünnen, völlig durchsichtigen Kapsel eingeschlossen. Das Gelbei ist oval und sehr groß; es hat beiläufig 13 cm Länge und 6 cm Dicke. Innerhalb der Kapsel ist es von einer dünnen Schicht der bei Selachiereiern üblichen eiweißhaltigen Gallerte umgeben. Dieselbe ist an den Polen der spindelförmigen Kapsel in größerer Masse angehäuft. Soviel über das ausgebildete befruchtete Ei, welches bisher nicht

Digitized by Google

bekannt war. Uns interessiert hier vor allem der linke, niemals in den von mir beobachteten Fällen gravide Uterus. Denn auch in diesem fand ich eine Kapsel und einmal sogar zwei, eine fertige und eine in der Drüse in Bildung begriffene. Die Kapsel ist ungefähr so lang wie die der rechten Seite, nur ganz dünn walzenförmig, weil eben das Gelbei fehlt. Der Inhalt wird von derselben klaren eiweißhaltigen Gallerte gebildet wie bei dem kompletten Ei der andern Seite, kurzum sie besitzt alle Eigenschaften und Bestandteile der typischen sekundären Eihüllen des *Centrophorus*-Eies, trotzdem in meinen Fällen immer nur der rechte Uterus schwanger war. Es ist letzteres bei Selachiern kein Unicum. Wenigstens ist bereits bei einem Rochen, *Trygon violacea* Bp., dasselbe beobachtet worden (Lo Bianco, 1899 S. 549). In diesem Fall ist der linke Uterus, der immer leer gefunden wurde, stark zurückgebildet. Dies war schon den älteren Autoren (Döderlein) bei *Trygon* bekannt. Bei *Centrophorus* wird die Wahrscheinlichkeit, daß überhaupt sehr selten oder niemals ein befruchtetes Ei den linken, hier wohlgebildeten Uterus passiert, noch größer, wenn man auf die Reifeverhältnisse der Eier in den Ovarien achtet. Trotzdem das Ovarium des ausgewachsenen Fisches von zahlreichen Eiern durchsetzt ist, wie auch bei allen multiparen Haien, so ist doch immer nur ein einziges besonders groß. Dies ist also das zur nächsten Ovulation bestimmte, da immer nur ein Embryo gefunden wurde (in den 17 Fällen, in welchen ich überhaupt Embryonen erhielt). Ich untersuchte nun speziell 41 ausgewachsene Weibchen darauf hin, auf welcher Körperseite besonders große Ovarialeier zu finden sind. 14 von diesen wiesen je ein Ovarialei auf, welches um ein Vielfaches größer war als alle andern. Von diesen 14 saßen 12 im rechten Ovarium, zwei im linken. Von den letzteren war das eine im Verhältnis zum reifen Ei mittelgroß, das andre sehr groß. Jedenfalls entspricht dieser Befund dem Status der schwangeren Tiere. Ob die beiden links gefundenen Eier wirklich zur Reife gelangen oder in die rechte Tube überwandern, muß ich offen lassen. Ich werde übrigens auf die biologischen Verhältnisse der Eiablage bei den von mir gesammelten niederen Selachiern noch in einer besonderen Publikation eingehen.

Diese Unabhängigkeit der Schalenbildung von der Ovulation ist prinzipiell dasselbe wie das am Operculum der Anuren gefundene Verhältnis. Es bildet sich in der Periode, wo das für die rechte Körperseite bestimmte Ei zur Ovulation kommt, auch auf der andern

Digitized by Google

niemals graviden Körperseite eine eiweißgefüllte Schale ebenso wie beim Operculum der Anurenlarven zur Zeit, wo das eine Vorderbein zum Durchbruch kommen soll, auch eine Perforation auf derjenigen Körperseite eingeleitet wird, welche künstlich extremitätenlos geworden war. Auch darin ähneln sich beide Fälle, daß das nicht benutzte Loch und die taube Kapsel ihre volle Ausbildung nicht erreichen.

Allerdings haben wir bei dem Fall des Operculum die Gewißheit, daß bei den operierten Tieren die eine Vordergliedmaße nicht vorhanden und von welchem Stadium ihrer Entwicklung ein etwaiger Einfluß derselben ausgeschaltet war. Bei den nicht experimentell ermittelten analogen Fällen bleiben aber doch immer noch Zweifel. Ich will deshalb auch die übrigen aus dieser Gruppe in Betracht kommenden Erfahrungen im folgenden nur kurz streifen. Schalenbildung und Ovulation sind dem Einwand offen, daß doch ein, wenn auch rudimentäres und deshalb vielleicht schwer sichtbares Ei in den linken Uterus eintreten könne und zur Auslösung der Bildung eines Windeies nötig sei. Ich erinnere an die Beobachtungen über kernlose Früchte, bei denen, ehe eine experimentelle Entscheidung (s. unten) herbeigeführt wurde, zwar die Wahrscheinlichkeit eine sehr große war, daß Fruchtbildung auch ohne Bestäubung in vereinzelten Fällen möglich sei, aber doch eingewendet werden konnte, es sei vielleicht der Pollen einer andern Species oder irgend eine versteckte Bestäubung der Fruchtbildung vorausgegangen u. dgl. m.

Es wäre gewiß nicht schwierig andre Beispiele zu finden — namentlich bei den Bestandteilen und Derivaten des Integuments, die oft in ganz wunderbarer Weise zusammenpassen müssen und doch in der Ontogenese fern voneinander angelegt werden — bei welchen Unabhängigkeit der individuellen Entstehung trotz späterer Abhängigkeit sehr wahrscheinlich ist. Ferner sind in der Literatur alle diejenigen Fälle besonders erörtert worden, bei welchen »funktionelle Strukturen« (Roux) unabhängig von der betreffenden Funktion in der Ontogenese entstehen. Sie sind es gewesen, an welchen Wilhelm Roux die hier besprochenen Probleme zum erstenmal methodisch behandelte und seinen Begriff der »Selbstdifferenzierung« entwickelte. Ich will dieselben deshalb kurz erwähnen, obgleich sie sich darin von dem Fall, welcher mir vorliegt, unterscheiden, daß nicht zwei lokal verschiedene und unabhängig voneinander entstehende Entwicklungsprodukte zur Beendigung eines embryonalen Vorgangs im richtigen Moment zusammenpassen müssen (wie Extremität und

Digitized by Google

Perforationsloch, Gelbei und Schale), sondern daß ein und dieselbe Anlage oder ein Komplex von solchen in bezug auf die Beziehungen zur Gesamtfunktion des Körpers oder auf die speziellen Aufgaben im Organismus hin geprüft wird.

Es wird bei der Anlage der Stützgewebe (Organisation des feineren Knochenbaus, der Gelenke, Sehnen und andrer besonders geformter in die mechanischen Ansprüche gleichsam »hineingerechneter« Bindegewebsformationen) eine Anfangs»periode« in der Ontogenese unterschieden, in welcher die vererbte concrete Anlage und die gleichfalls vererbten spezifischen Bildungsprinzipien unabhängig von der Funktion gebildet werden, und ferner eine zweite »Periode«, in welcher die Funktion auf dieser Grundlage Umwandlungen der Struktur herbeiführt und zwar je nach den morphologischen Verhältnissen in verschiedenem Tempo und mit verschiedenem Erfolg (siehe W. Roux, 1895, W. Gebhardt, 1900—1905 u. v. a.). Sicher ist wohl in den meisten dieser Fälle der Nachweis, daß zur Zeit der ersten Differenzierung die funktionellen Beanspruchungen noch nicht bestehen können, unter welchen sich später die betreffenden Gewebe befinden. Nicht so sicher ist es jedoch, worauf eigentlich das Angepaßtsein derselben an die zu leistenden Aufgaben in der zweiten Periode beruht. Hätte z. B. die Natur die Fähigkeit solche Öcologismen plan- und zweckmäßig herzustellen, wie der Vitalismus behauptet, so wäre der Weg, den die erste Periode einschlägt, nichts als die Vorbereitung zu dem schließlichen Ziel und nicht notwendig ein andrer als der immer begangene. So stoßen wir hier sofort auf Fragen philosophischer Natur, welche zu vorsichtiger Reserve mahnen und keineswegs das zeigen, was wir suchen, nämlich klare einwandsfreie Parallelen zu dem von uns studierten Fall. Außer den feineren statischen Strukturen rechne ich hierhin auch gröbere wie die Ausbildung der für den aufrechten Gang typischen Beckenstellung im fötalen Leben (Waldeyer, Merkel), die Entstehung der typischen Zahnlücken für den oberen und unteren Caninus zu früher Zeit, bevor eine Benutzung des Gebisses möglich ist (Gegenbaur) u. v. a. m. Auch diesbezügliche Verhältnisse bei andern Organsystemen, wie die Beziehungen der Gefäßanlagen zur Herzaktion (J. Loeb, Roux) usw., würden hierhin gehören.

Auf botanischem Gebiet ist manches beschrieben, welches hier zu erwähnen wäre, wenn wirklich die betreffenden Untersuchungen ohne experimentelle Prüfungen ausschlaggebend sind, was ich noch bezweifeln möchte. Ich nenne die »Plasmodesmen« Strasburgers, welche

Digitized by Google

nach den Angaben des Autors (1901) mit Sicherheit so entstehen, daß jede der beiden beteiligten Zellen einen Protoplasmafortsatz in die Zwischenwand hineinsendet. Indem dieselben innerhalb der Membran aufeinandertreffen und sich verbinden, entsteht die Zellbrücke, welche bei den durch Cellulosewände getrennten Pflanzenzellen so wichtig und ausgeprägt ist. Inwieweit nun diese beiden Anlagen unabhängig voneinander sind, trotzdem sie zur Bildung der Plasmodesmen bestimmt einander zugeordnet sein müßten, erscheint mir unsicher, ebenso wie auch beim Aufeinandertreffen von Tüpfeln, Plasmafäden der Spindelfiguren u. ä, entweder die Unabhängigkeit der Prozesse oder das Zugeordnetsein bestimmter Anlagen zueinander nicht hinreichend feststeht. Bei den Gallen bleibt entweder von vornherein der vom eierlegenden Insekt gesetzte Defekt für das Ausschlüpfen des jungen Tieres erhalten oder dieses beißt sich bei völligem Verschluß der Galle seinen Weg oder aber — und dies sind die hier wichtigen Fälle — es soll von selbst ein Spalt entstehen oder ein Deckel abspringen, so daß das Insekt frei wird (KERNER, 1898 S. 483, auch KÜSTER, 1903). Auf der andern Seite ist bekannt, daß die Galle verdorrt, sobald die Puppe in ihr abstirbt; es müssen also doch wohl Abhängigkeiten allgemeinerer Art vorhanden sein. Die Ameisencecropien besitzen nach SCHIMPER (1888 und 1898) ein präformiertes Diaphragma, welches den Insekten als Bohrstelle dient. Da das Diaphragma aber in einer durch die Entwicklung der Achselknospe, also durch ganz andre Correlationen, entstandenen vertieften Rinne liegt, so ist hier sehr schwer zu beurteilen, inwiefern die verdünnte Partie wirklich abhängig von den Bissen der Ameisen ist oder gewesen ist. SCHIMPER hat allerdings bei der Corcavado-Cecropia, welche nicht von Ameisen bewohnt wird, gesehen, daß zwar die vertiefte Rinne, aber kein Grübchen (Diaphragmabildung) in derselben vorhanden ist. Immerhin liegt dieser Fall nicht ganz klar (vgl. z. B. RETTIG, 1904).

Eine besondere Bedeutung erhalten jedoch alle diese Erfahrungen durch den experimentellen Nachweis, daß zu einem harmonischen Endeffekt nötige, aber lokal getrennt entstehende Embryonalteile unabhängig voneinander gebildet werden können. Dieser ist allerdings bisher erst in wenig zahlreichen Fällen erbracht, welche mit dem unsrigen verglichen werden können.

Ich nenne zuerst die Ermittlung von H. DRIESCH (1895) über die Mundbildung bei Echinidenlarven. Die Plutei, deren Darmanlage sich infolge geeigneter Maßnahmen nach außen umge-

Digitized by Google

stülpt hat (Exogastrula), bilden die Grube für den Mund in typischer Weise und am richtigen Ort. Ein Kontaktreiz zwischen Darm- und Mundanlage ist also hier nicht erforderlich, und in denjenigen Fällen, in welchen nachträglich der evertierte Darm vertrocknet und trotzdem bei nunmehr darmlosen Larven die Mundeinstülpung entsteht, ist auch der Mangel irgend einer andern Beziehung zwischen Darm- und Mundanlage erwiesen.

Die Muskeln und die ihnen zugehörigen Nerven bilden bei fertig entwickelten Tieren eine Einheit, bei welcher Läsionen des einen Teils solche des andern mit Notwendigkeit im Gefolge haben. Die Verstümmelungsversuche an erwachsenen Amphibien haben auch, trotz Differenzen im einzelnen, das gemeinsame Resultat ergeben, daß die Nerveneinwirkung für die regenerative Tätigkeit erforderlich ist (Barfurth, 1901, besonders G. Wolff, 1902, Rubin, 1903, E. Godlewsky, 1904). Dagegen ist aber im embryonalen Leben für die erste Entstehung der Muskel- und Nervenanlagen ein gegenseitiger Einfluß nicht nötig, so daß jedes System für sich zur Anlage und weiteren Entwicklung gelangt, wenn das andre entfernt wurde. Die experimentellen Ergebnisse von J. Loeb (1897), Schaper (1898), Barfurth (1901), Rubin (1903), Goldstein (1904) und R. G. Harrison (1904) sind insofern allerdings nicht ganz einwandfrei, als die ersten Etappen der Nervenbildung jenseits des zur Zeit optisch sichtbaren ersten Auftretens zu suchen sind (Braus, 1905A, S. 469). Die Erfahrungen dieser Autoren beziehen sich aber auf Objekte, bei welchen ein Einfluß des Nervensystems in den frühesten Entwicklungsperioden z. B. mit Benutzung von Protoplasmabrücken zwischen centralen und peripheren Organen vermittelt sein konnte, bevor die Isolierung des Myoblastems vorgenommen wurde. Hierhin gehören auch die von mir ermittelten, auf S. 533 dieser Arbeit referierten Fälle von Entwicklung der Vagusmuskulatur der vorderen Extremität nach Transplantation der Gliedmaßenknospe an eine andre Körperstelle, wo kein Vagus vorhanden ist. Wirklich beweisend sind jedoch andre Fälle, in welchen sich ermitteln ließ, daß niemals eine Verbindung des betreffenden Blastems mit dem ihm zugehörigen Teil des Centralnervensystems bestanden hat und infolgedessen die Nervenbildung ausbleibt (Braus, 1895 A, S. 469). Unter solchen Bedingungen, speziell bei Verdoppelungen von transplantierten Gliedmaßenanlagen, welche dauernd nervenlos blieben, fand ich ein typisch gebildetes Muskelsystem (l. c., S. 464). Es ist also in der Tat die Anlage der Muskeln nicht nur von den optisch

Digitized by Google

zurzeit sichtbaren, sondern auch von den diesen vorausgehenden frühesten Anlagen des Nervensystems in der Ontogenese unabhängig. Ebenso wurde im 2. Kapitel dieser Arbeit (S. 534) der Plexus brachialis als typisch ausgestalteter Nervenkomplex gefunden, trotzdem die zugehörigen Myoblasteme und sensiblen Nervenendgebiete in ihrer ersten Anlage durch Excision der Gliedmaßenknospe entfernt worden waren. Noch nicht entschieden ist die Frage, ob auch die Ganglienzelle und die erste (virtuelle) Anlage der Nervenfasern in Abhängigkeit oder Unabhängigkeit voneinander entstehen können. Sicher sind aber Muskel und Nerv, diese feste physiologische und anatomische Einheit im Organismus, in der ontogenetischen Entwicklung anfänglich nicht aneinander gebunden. Erst bei funktionellen Beanspruchungen fügen sich die bis dahin in der typischen Entwicklung zwar im Verband miteinander stehenden, aber causal-physiologisch doch einander fremden Bestandteile des Neuromuskelsystems harmonisch zu einer Einheit zusammen. Die Analogie zu unsern Beobachtungen am Operculum der Anurenlarven liegt auf der Hand.

Ein andres experimentell geprüftes Beispiel bieten die Beziehungen zwischen Muskulatur und Skelet. Da ich über dieselben kürzlich an der Hand eigner Untersuchungen berichtet habe (1906 B), will ich hier nur das Resultat mitteilen. Die Skeletanlagen entstehen auch nach völliger Eliminierung der zugehörigen Muskelanlagen in ganz typischer Weise, obgleich im fertigen Zustand beide zueinander passen müssen, um eine Funktion zu ermöglichen. Ähnliches war früher auf Grund der Weber-Alessandrinischen Mißbildungen u. a. wohl zu vermuten und auch bereits an transplantierten, zufällig muskelfreien Amphibienextremitäten von Banchi (1905, Fall X, XXV) gefunden worden. Da aber in diesen Fällen nicht sicher ist, ob der Einfluß des Myoblastems wirklich von Anbeginn an ausgeschaltet war, so verdient der Befund an der Selachierextremität besondere Beachtung, weil hier die optisch leicht unterscheidbaren Muskelknospen entweder sicher nicht an die betreffenden Bildungsstellen des Skelets gelangten, oder anderseits durch dieselben, auch wenn dies in typischer Weise der Fall war, doch eine Einwirkung auf die Differenzierung des Skelets ausblieb, sobald der eigentliche causal-physiologische Faktor ausgeschaltet wurde. Letzterer ist nicht in den Muskelanlagen, sondern in andern Teilen der Skeletanlagen lokalisiert.

Andre Beispiele, wie die von der Linsenanlage unabhängige Umwandlung der cerebralen Augenblase in den doppelwandigen

Digitized by Google

Becher (SPEMANN, 1901 u. f.) und die bei den Kompositionen von G. BORN zutage getretenen zahlreichen Fälle lokal selbständiger Differenzierung sind hier deshalb von geringerer Wichtigkeit, weil sie entweder vorläufig nicht hinreichend beweisen, daß von Anfang an in der Ontogenese keine Correlation besteht oder weil die spätere Beziehung keine so innige ist, um darin einen festen Ökologismus zu sehen.

Auf botanischem Gebiet[1] ist dagegen ein sehr charakteristischer Fall neuerdings experimentell sichergestellt worden, nämlich die Bildung kernloser Früchte. Es ist im allgemeinen die Entwicklung der Frucht bei den Obstbäumen und vielen andern Pflanzen an das Vorhandensein eines Embryo oder wenigstens an die Bestäubung der Narbe gebunden (fœcundative oder coitive Abhängigkeit). Es geht dies bei manchen Früchten, z. B. dem Wein, so weit, daß die Größe der Beeren direkt proportional ist der Zahl der Kerne in denselben, also der Mindestzahl der Embryonen, welche den Anlaß für die Fruchtbildung abgaben. MÜLLER-Thurgau (1903) ermittelte dies durch vergleichende Gewichtsbestimmung von je 100 Beeren gleicher Samenzahl. Auch zeigte schon CORRENS (1900) bei gewissen Zierpflanzen, daß die Schwere des Samens von der Art der Befruchtung beeinflußt wird. Trotz dieser engen Abhängigkeit der Fruchtbildung von der Bestäubung war doch schon lange kernloses Obst (Äpfel, Birnen, Bananen, Feigen usw.) bekannt, bei welchem wahrscheinlich nie eine Bestäubung stattgefunden hatte und trotzdem eine, natürlich taube Frucht entstanden war. F. NOLL (1902) hat bei der Gurke, welche auch in diese Kategorie gehört, eine sichere Entscheidung dieser Frage herbeigeführt. Es wurde experimentell sichergestellt, daß keine Befruchtung weder durch den eignen noch fremden Samen oder ein stellvertretender Reiz auf die Narbe eintreten konnte, daß also die Früchte, welche sich entwickelten, in der Tat von vornherein »Jungfernfrüchte« waren (Parthenocarpie). Trotz ihrer Taubheit reiften dieselben. Sie blieben allerdings an Größe hinter den besamten Früchten zurück, und auch der Prozentsatz der gebildeten parthenocarpen Früchte war geringer als der bei normalen Pflanzen. Aber die Potenz der Cucurbita zu rein vegetativer Fruchtentwicklung unter Ausschluß jeglicher Bestäubung der Blüte ist nach NOLLS Versuchen zweifellos.

[1] Den Herren Prof. STAHL (Jena) und Priv.-Doz. Dr. TISCHLER (Heidelberg) möchte ich auch an dieser Stelle dafür danken, daß sie mich hier orientierten und literarisch unterstützten.

Digitized by Google

Dieser Befund nimmt insofern gegenüber den oben zitierten aus dem Tierreich eine besondere Stellung ein, als hier eine spezielle Ausnahme vorzuliegen scheint; denn die meisten Pflanzen sind nicht imstande, Jungfernfrüchte zu bilden. Von den andern Fällen dagegen zeigen einige (z. B. die Beziehung der Muskeln zum Skelet) oder vielleicht alle ein im Tierreich bei den betreffenden Anlagen sehr verbreitetes Verhältnis an.

b. Entwicklungsphysiologische Ergebnisse und Schlüsse.

Überblicken wir die im vorigen Abschnitt aufgeführten Fälle, die experimentell sicher erwiesenen und die auf Grund biologischer Beobachtungen und Kombinationen höchstwahrscheinlich zutreffenden Beispiele, so tritt uns in ihnen das wunderbare Vermögen des entstehenden Organismus, die einzelnen Teile »zielstrebig« für das Ganze heranzubilden (C. E. v. Baer), besonders anschaulich vor Augen. Wir kennen diese Eigenschaft, wie namentlich W. Roux (1895, II, S. 205) und vor ihm Panum, Marchand u. a. zuerst gezeigt haben, aus der ungestörten Entwicklung von Einzelteilen eines Embryo, wenn experimentell oder gelegentlich bei Mißbildungen die Umgebung zerstört worden ist. Später sind ähnliche Erfahrungen von Born (1897) bei seinen Verwachsungsversuchen in fast ungeahnter Fülle gesammelt worden, und die an jene anknüpfenden Transplantationen kleinerer Stücke von Organanlagen zeigen in noch erhöhtem Maß, wie außerordentlich groß selbst bei minimalen Bezirken die Fähigkeit ist, aus sich heraus alle in ihnen liegenden Anlagen, gleichgültig in welcher Umgebung, ungestört zu entwickeln, solange der Standort genügende Nahrung und andre äußere Faktoren der Entwicklung liefert. Wenn einmal im Embryo die Bedeutung eines Bezirks prospektiv determiniert ist, dann verhalten sich in allen diesen Fällen die Teile, um ein von G. Wolff (1902, S. 34) gebrauchtes Beispiel anzuwenden, wie selbständig manövrierende Heeresabteilungen eines größeren Truppenverbandes, welche auch ohne oberste Führung auf eigne Faust und ohne gegenseitige Fühlung handeln können.

Dies gilt jedoch nicht für die erste Differenzierung; denn diese ist auch bei solchen Bezirken vollkommen abhängig von der Lokalisation des Materials im embryonalen Organismus. Ich erinnere an den Befund bei der regenerativen Neuentwicklung hinterer Gliedmaßenknospen bei ausgedehnter Zerstörung der Gegend, wo bereits eine Knospe gebildet war. Es mußte dort abgewartet werden, bis

Digitized by Google

das Nachbarmaterial an die typische Stelle vorgerückt und Heilung des Defekts an diesem Ort eingetreten war, ehe die Entwicklung der Nachbarzellen, welche doch schon vorher vorhanden sind und tatsächlich das Regenerat liefern, aktiviert wurde (Kap. 2, S. 539). Dies illustriert sehr deutlich die »Positionswirkung«, welche uns schon von andern Objekten bekannt ist und besonders von Driesch (1893, 1899 usw.) studiert wurde. Ist dieselbe aber eingetreten, dann sind bei allen Selbstdifferenzierungsprozessen, wie beispielsweise gerade bei der Gliedmaßenknospe, alle für die Weiterentwicklung nötigen inneren Faktoren in dem Bezirk selbst vorhanden.

Um jedoch zu einem einheitlichen Organismus zu führen, muß von einem gewissen Zeitpunkt an der Verband zwischen den selbständig agierenden Abteilungen hergestellt werden. Dies ist selbstverständlich bei allen Selbstdifferenzierungen zu erwarten, da beim fertigen Organismus überall Correlationen zwischen den Teilen nachzuweisen sind. Am deutlichsten tritt aber in der speziell im vorigen Abschnitt dieses Kapitels behandelten Untergruppe der Selbstdifferenzierungen, zu welcher die Perforation des Operculum gehört, hervor, daß ein Zusammenpassen von vorher untereinander unabhängigen Entwicklungsprodukten das schließliche Ziel der ontogenetischen Vorgänge sein muß und wann dies eintritt. Denn dies sind ganz einfache Fälle des sonst in kompliziertester Wechselwirkung sich vollziehenden Adaptationsprozesses. Es liefern zwei verschieden lokalisierte und getrennt voneinander entstehende Blasteme, wie die Vorderbeinanlage und das Operculum, welche in einem bestimmten Moment einen einheitlichen Mechanismus gemeinsam zustande bringen müssen, nämlich das Ausschlüpfen des Vorderbeins aus dem äußeren Kiemensack, einen vollkommenen Einblick darin, daß bis zu dem Augenblick, wo die Adaptation eintritt, d. h. die Perforation in Gang gesetzt ist, Unabhängigkeit der beiden Komponenten voneinander besteht.

Wirkt auch in diesen Fällen jeder der beteiligten Faktoren bis zu dem Augenblick, wo die Produkte derselben eine physiologische Einheit bilden, auf eigne Faust, so können dafür andersartige Abhängigkeiten eines jeden der beiden Blasteme bestehen. Ich konnte dies bei einem der genannten Beispiele (Muskel und Skelet) an der Selachierflosse spezieller nachweisen. Dort sind die betreffenden Muskelanlagen abhängig von den Beziehungen zu den Rumpfmyotomen und die Skeletanlagen von andern Teilen des Gliedmaßenskelets selbst (1906 B).

Digitized by Google

Für das Operculum ist diese Frage noch nicht speziell geprüft. Es könnte sein, daß die Einflüsse für die Ausbildung des Perforationsloches oder wenigstens für die Einleitung zu einem solchen (Verdünnung der Außenwand des Peribranchialraumes) im Operculum selbst lokalisiert sind oder daß sie von außen her einwirken. Am ehesten wäre dies durch Transplantationen des betreffenden Materials an andre Körperstellen oder von andern Integumentstücken an die Stelle des Operculum zu entscheiden. So lange muß diese Frage offen bleiben. Sicher ist nur, daß der Perforationsbeginn unabhängig von der Extremität erfolgt.

Daß sich anderseits die Vordergliedmaßen, auch ohne im Peribranchialraum eingeschlossen zu sein, typisch entwickeln können, ist durch die positiven Resultate meiner Transplantationen des Anlagematerials an andre Körperstellen (Schwanzwurzel, Kopf) bewiesen. Es ist also auch die Bildung oder Nichtbildung eines Loches im Operculum ohne Einfluß auf diesen Prozeß. Dagegen ist die Vordergliedmaße in den Stadien, wo sie als kleine Knospe im äußeren Kiemensack zu prominieren beginnt (was bekanntlich mit dem — bis auf das Spiraculum — kompletten Schluß der Peribranchialhöhle zeitlich coincidiert), nicht wie die Knospe der Hintergliedmaße im Vollbesitz aller Potenzen zu regenerieren, weil sie wahrscheinlich von ihrer nächsten Umgebung abhängig ist (Kap. 2, S. 545). Hier ist also, wenn sich dies bestätigt, nach andrer Richtung Abhängigkeit vorhanden, nur nicht eine solche vom Operculum.

Wir können in diesen Fällen schon in ziemlicher Ausdehnung verfolgen, wie die Entwicklungsprozesse bestimmter Anlagen untereinander verknüpft sind und wo sie selbständig einander gegenüber stehen.

Auch die prospektiven Dispositionen über die Materialverteilung, welche innerhalb der beiden geprüften Anlagen (Extremität und Operculum) getroffen werden, wurden zum Teil aufgedeckt. Beim Operculum ist das Blastem, welches späterhin die Stelle des Perforationsloches einnimmt, zur Zeit des Verschlusses der Peribranchialhöhle noch nicht gebildet. Denn eine in der Außenwand der Höhle angebrachte Marke verschob sich im Laufe der Entwicklung so, daß sie nicht mehr gegenüber der Extremitätenanlage, sondern so weit nasalwärts verschoben lag, um der neuentstandenen Strecke den alten Platz einzuräumen. Gegen letztere legt sich dann der Ellenbogen der durchschlüpfenden Extremität an, und sie ist es also, welche das Perforationsloch bildet (Kap. 3, S. 547).

Digitized by Google

Eingehender ließ sich Ähnliches bei der Gliedmaße verfolgen. Die Knospe der vorderen Extremität enthält, wenn sie äußerlich im Peribranchialraum erscheint, bereits territorial gegliederte Muskelanlagen, obgleich nicht einmal das Myoblastem als solches histologisch erkennbar ist. Denn es bilden sich nach Transplantation der Knospe an einen fremden Ort dort bestimmte Muskelgruppen (Arm- und Vagusmuskulatur) in typischer Weise aus, während andre (Serratusmuskeln) fehlen, dafür aber an der Entnahmestelle sichtbar werden (Kap. 2, S. 533). Es ist also ausgeschlossen, daß etwa potentia die Gliedmaßenknospe alle Muskeln zu bilden vermag, daß aber infolge der Umpflanzung oder im ursächlichen Zusammenhang mit ihr manche Muskelindividuen defekt oder ganz unterdrückt werden; denn sonst würden sie ja nicht am Entnahmeort, an ihrer typischen Stelle, auftreten, oder aber sie müßten dort, falls man an ein Regenerat dächte, zusammen mit andern Teilen der Extremität gefunden werden. Solche fehlen nun bis auf die Vagusmuskeln völlig. Letztere, der Musc. trapezius und interscapularis, scheinen mir dagegen zu zeigen, daß einzelne Muskelindividuen zur Zeit der Operation in dem Material der Knospe noch nicht bereit liegen, um etwa durch die bestimmten Zellengruppen innewohnende prospektive Bedeutung später ins mikro- und endlich makroskopisch Sichtbare umgewandelt zu werden. Es sind höchstwahrscheinlich in der Knospe vielmehr erst die Gruppen im ganzen, noch nicht die einzelnen Muskelindividuen determiniert. Denn Trapezius und Interscapularis finden sich beide sowohl beim Pfröpfling als auch an der Entnahmestelle. Es ist das besonders auffallend an der letzteren, da ja hier die Schultergürtelanlage und also auch derjenige Teil des Blastems für die Vagusmuskulatur entfernt wurde, welcher ihr nahe benachbart und auf welchen topographisch der Interscapularis beschränkt ist. Deshalb müßte man erwarten, falls der Muskel als Individuum bereits bestimmten Zellen zugeteilt gewesen wäre, daß er nur in der verpfropften Gliedmaße vorhanden sei. Er ist allerdings dort gefunden worden, ist aber auch an der Entnahmestelle da. Das Material hat also in allen seinen Teilen noch die Potenz gehabt, alle Vagusmuskeln zu bilden. Die Differenzen im einzelnen erklären sich daraus, daß es quantitativ nicht hinreichte, beide Male die Muskeln alle in gleicher Größe zu bilden, wie auch Ganzindividuen aus Halbblastomeren kleiner sind als die typischen Embryonen. So ist auch in unserm Fall, besonders der Trapezius, beim Pfröpfling viel kleiner als normal.

Digitized by Google

Ähnliches können wir der Differenzierung des Skelets in der transplantierten Knospe entnehmen, wie ich bereits früher andeutete (1904 A, S. 58). Auch hier ist über die Skeletteile im einzelnen zurzeit der Operation noch keine spezielle Disposition getroffen. Denn es bildet sich ein kompletter, allerdings kleiner Schultergürtel, während alle Skeletstücke der freien Extremität (vom Humerus ab distalwärts) ihre typische Größe haben. Das läßt auf eine Determination dessen schließen, was Schultergürtel und distales Skelet werden soll, aber auf Unbestimmtheit dessen, was die einzelnen Teile (wie Coracoid, Procoracoid, Scapula usw.) zu bilden hat. Es erscheint deshalb möglich, daß die »Narbe« an der Entnahmestelle, welche S. 532 beschrieben wurde, keine Narbe im gewöhnlichen Sinn, sondern ein unentwickeltes Gliedmaßenblastem ist.

Auf diese und andre Aufschlüsse, welche wir über den Gang der Differenzierung der Gliedmaßen durch die Transplantationen erhalten, hoffe ich demnächst in besonderen Aufsätzen näher eingehen zu können.

Überblicken wir die verschiedenartigen Beziehungen der besprochenen Anlagen, welche in einem bestimmten Zeitpunkt bald in Abhängigkeit, bald in Unabhängigkeit voneinander und im Besitz oder Nichtbesitz different gewordener, in einer festgelegten Richtung qualifizierter Zellenkomplexe gefunden wurden, so erscheint eine Einteilung der »Ontogenese« in die »Hauptperioden« der Selbstdifferenzierung und der funktionellen Gestaltung, welche Roux besonders betont, schwer durchführbar und leicht mißverständlich. Einmal ereignet sich beim Operculum eine typische Selbstdifferenzierung im Sinne von Roux noch zur Zeit der Metamorphose, also gar nicht mehr innerhalb des eigentlichen embryonalen Lebens, während bei demselben Organismus an andern Stellen schon in frühen Stadien Abhängigkeit von formativen Reizen im allgemeinen und speziell auch von solchen funktioneller Art besteht. Außerdem kann ein und dieselbe Anlage zur gleichen Zeit nach der einen Seite hin selbständig, nach der andern abhängig in ihrer Differenzierung gegenüber Faktoren, die außerhalb der Anlage liegen, sein, wie etwa in unserm Fall die Anlage der Vordergliedmaße. Beschränkt man aber die Abhängigkeit auf solche »funktioneller« Art, so wird dadurch eine besondere Kategorie der Correlationen hervorgehoben, obgleich die andern topographisch gerade so von außen her auf den betreffenden Teil wirken wie gerade diese. Je mehr wir also die beiden ungemein wichtigen und von Roux mit dankenswerter Schärfe

Digitized by Google

hervorgehobenen Begriffe der Selbstdifferenzierung (-determination) und abhängigen Differenzierung an den Objekten der experimentellen Embryologie erproben und in Gebrauch nehmen, um so weniger wird man auf die Einreihung in »Hauptperioden der Ontogenese« Wert legen können, zumal ja schon ROUX selbst diese Einteilung durch Einschränken der Perioden auf einzelne Organe, durch Erweiterung derselben auf das ganze Leben und dgl. mit Definitionen belegt hat, welche wenig zu »Haupt«perioden und zu Perioden der »Ontogenese« passen wollen. Ich wende mich also nicht wie DRIESCH, der mehrfach den ROUXschen Begriff der »Selbstdifferenzierung« selbst ablehnend kritisiert hat, gegen diesen, sondern lediglich gegen eine durchgreifende causal-physiologische Einteilung der Entwicklungsgeschichte nach diesen in allen Einzelbetrachtungen aber wichtigen Prinzipien.

c. Phylogenetische Betrachtungen und morphologische Schlüsse.

Reflektiert man über die Art, wie in der Phylogenese zum erstenmal eine Perforation des Operculum zum Durchlaß für das Vorderbein zustande gekommen sein mag, so muß man von der Tatsache ausgehen, daß bei den Vorfahren der Amphibien eine viel stärkere Entwicklung der Kiemenregion vorhanden war als bei den recenten Tieren. Dafür haben die neueren Befunde von Resten einer sechsten Kiemenspalte (DRÜNER, GREIL) besonders klare Beweise erbracht. Die vordere Extremität ist nun bei allen Formen mit entwickeltem Visceralskelet an die caudale Grenze desselben gebunden. In dem Maße, als sich hintere Kiemenspalten und Visceralbogen zurückbildeten und völlig verschwanden oder transformiert wurden, war der Schultergürtel genötigt, cranialwärts weiter vorzurücken. JORDAN (1888) gibt an, daß die Position der Vordergliedmaße in verschiedenen Stadien von *Rana*-Larven eine wechselnde sei und daß speziell eine Verschiebung nach vorn erfolgt. Auch ist durch Vergleichung der serialen Komponenten des Plexus brachialis bei ausgebildeten Amphibien schon früher eruiert worden, daß an den Vorderbeinen neuerdings eine cranialwärts gerichtete Wanderung im Flusse sei. Solche aus Plexusvariationen erschlossene Verschiebungsprozesse, welche ontogenetisch relativ wenig studiert wurden, sind vielfach als Phantasiegebilde phylogenetischer Spekulationen verspottet worden. Doch ist die Position des Plexus brachialis vom Vorhandensein eines Schultergürtels abhängig, wie sich bei denjenigen *Bombinator*-Larven

Digitized by Google

ergab, bei welchen kein Schultergürtel entwickelt und trotzdem der Plexus gebildet war (Kap. 2, S. 526). Es wird dadurch die Annahme sehr wahrscheinlich, daß Veränderungen des Plexus auf solche der Extremität zu beziehen sind.

Stellen wir uns vor, daß ein Operculum vom Hyoid auszuwachsen begann und daß das Vorderbein durch cranialwärts gerichtete Verschiebung allmählich dieser entgegengesetzt vordringenden Integumentfalte sich näherte, so mußte ein Zeitpunkt eintreten, wo sich beide berührten und wo entschieden werden mußte, welches von beiden Gebilden dem andern auszuweichen habe.

In der Ontogenese der jetzt lebenden Anuren ist, soweit überhaupt ein Einschluß der Extremität in die Peribranchialhöhle erfolgt (was z. B. bei *Dactylethra* nicht der Fall ist), die Vorderbeinanlage dadurch außer Connex mit der auswachsenden Opercularplatte gesetzt, daß sie als Höckerchen erst nach dem Verschluß der Peribranchialhöhle hervorzutreten beginnt. Die Gliedmaßenknospe liegt von Anfang an innerhalb des äußeren Kiemensacks und kann also den freien Hinterrand des Operculum nicht tangieren, da dieser bereits caudal von ihr mit der Rumpfwand bis auf die kleine Öffnung des Spiraculum verlötet ist, ehe die Knospe erscheint. Dafür muß zur Zeit der Metamorphose die Befreiung des Vorderbeins aus der Peribranchialhöhle eintreten, deren Mechanismus wir bei *Bombinator* studierten. Die Zweckmäßigkeit für die Larve liegt wohl darin, daß die Kiemenbüschel vor Berührung mit Schlammpartikelchen und andern mechanischen Verletzungen von außen geschützt werden. Von innen sehen wir in dem, von F. E. Schulze (1892) besonders studierten »Filterapparat« eine Schutzeinrichtung, welche dieselbe Aufgabe hat. Das kleine Spiraculum beschränkt den Abfluß des Atmungswassers auf eine möglichst unschädliche Lokalität, die bekanntlich je nach den Familien wechselt und vielleicht auch von der Lebensweise abhängt. Das ist sicher, daß die so geschützten Anurenlarven trübe Tümpel und schlammige Gewässer bewohnen können, ja, wie ihre larvale Ernährung zeigt, bevorzugen müssen, während Larven, deren respiratorische Anhänge nicht in dieser Weise geschützt sind, sich nur in klarem Wasser halten.

Wenn der Vorgang der Opercularbildung in der Phylogenese gerade so wie jetzt in der individuellen Entwicklung stattgefunden hat, so kann er nur während eines frühen Larvenlebens der Proanuren eingeleitet worden sein. Denn da die Extremitäten viel ältere Bildungen als die Peribranchialhöhle sind, so wäre das

Digitized by Google

Operculum zu der Zeit, wo es bei älteren Larven die Vordergliedmaße berührte, nicht mehr imstande gewesen über dieselbe hinwegzuwachsen, ohne den Gebrauch der Extremität zu inhibieren. Diesen für das postlarvale Leben zu erhalten ist aber gerade die Tendenz der ganzen Beziehung zwischen Operculum und Vorderbein. Im Sinn dieser Vorstellung wäre also die Anlage der Extremität phylogenetisch wie heute noch in der individuellen Entwicklung zunächst vom Operculum überwachsen, und dann nachträglich ein Weg nach außen durch letzteres hindurch geschaffen worden.

Die andre Möglichkeit der phylogenetischen Entstehung des Perforationsloches ist jedoch die, daß in älteren Stadien, wenn das Vorderbein ausgebildet war, Berührung mit dem freien Opercularrand eintrat und damit eine zunächst schwache, dann immer stärker werdende Incisur erzeugt wurde. Dieselbe wäre allmählich vom caudalen Rand des Operculum und zwar in dem Maß, als sich die in entgegengesetzter Richtung vordringenden beiden Gebilde (Opercularrand und Extremität) stärker überkreuzten, in die Substanz der äußeren Wand des Peribranchialraumes eingedrungen und dadurch zu einem allseitig von Operculargewebe umgrenzten Foramen geworden, ein Vorgang, für welchen sich zahlreiche Parallelen aus direkten ontogenetischen Beobachtungen z. B. über den allmählichen Einschluß von Nerven oder Gefäßen in Skeletteile herleiten lassen. Ist dies der phylogenetische Hergang gewesen, so wären in der heutigen Ontogenese die anfänglichen Etappen dieses Vorgangs dadurch in Wegfall gekommen, daß das Operculum früher über den Standort der Gliedmaße hinwegwächst als in der Phylogenie: das Endstadium der historischen Etappenstraße, die lochförmige Perforation, wäre allein sichtbar geblieben.

Beide Möglichkeiten unterscheiden sich deutlich bezüglich des Materials, welches an der Perforationsstelle den Defekt erzeugt. Nach der ersteren ist phylogenetisch eine Stelle innerhalb des Operculum, also im wesentlichen dasselbe Material zur Defektbildung veranlaßt worden, wie heute in der Entwicklung recenter Anuren. Nach der letzteren ist anfänglich Material am caudalen Rand des Operculum mit der Erzeugung des Defektes betraut gewesen; erst allmählich wäre dieses Material ins Innere des Operculum verschoben oder dieselbe Aufgabe von weiter cranialwärts liegenden Zellen übernommen oder sonstwie der Prozeß in das Innere der äußeren Wand der Peribranchialhöhle übertragen worden.

Das Experiment (Anbringen einer Marke im jungen Operculum

Digitized by Google

Kap. 3, S. 547) lehrt uns, daß hinter dem optisch zur Zeit sichtbaren Differenzierungsvorgang noch unsichtbare Prozesse am Operculum von *Bombinator* vorhanden sind, welche erst allmählich während der Ontogenese Material vom caudalen Ende des Peribranchialraumes an die spätere Perforationsstelle gegenüber dem Standort der Gliedmaße hintransportieren. Die Materialverschiebung erfolgt hier analog dem von der zweiten der besprochenen Möglichkeiten postulierten Lokalitätswechsel in einer Art, wie sie sich phylogenetisch bei diesem ereignet haben könnte. Auch ist nicht anzunehmen, daß direkte entwicklungsmechanische Bedingungen wie etwa die notwendige Vergrößerung des Peribranchialraumes beim Heranwachsen der Vorderbeine gerade eine Materialvermehrung nur oder wesentlich am caudalen Rand der Außenwand dieser Höhle herbeiführen und daß dadurch der caudo-craniale Materialtransport bedingt sein könnte. Denn sonst müßten wir erwarten, daß bei den tripoden Unken, bei welchen Torticollis besteht und zwar an der operierten Seite eine deutliche Reduktion der Größe des Opercularfeldes zugleich mit dem Mangel der Vorderextremität zu beobachten ist, gerade diese caudale Partie des Operculum ausgeblieben und das Perforationsloch dadurch in Wegfall gekommen wäre. Trotzdem also eine Correlation zwischen Extremitätenwachstum und Vergrößerung der Außenwand des Peribranchialraumes tatsächlich besteht, ist dieselbe nach dem Ergebnis des Experiments doch gerade nicht zwischen der caudalen Partie des Operculum und dem Vorhandensein der Extremität gegeben. Es müssen die Materialverschiebungen, welche als Vorläufer der Perforation bei *Bombinator* gefunden wurden, eine andre Ursache haben. Es erscheint mir deshalb sehr wahrscheinlich, daß es sich um dieselbe Erscheinung handelt wie diejenige, welche für die Phylogenese beim zweiten Fall (Beginn mit Incisur am Rand des Operculum) entwickelt wurde; daß also das Material für die Perforationsstelle deshalb heute noch vom caudalen Ende des Operculum an die definitive Stelle cranialwärts vorrückt, weil dieser Prozeß der historische ist. Wäre die phylogenetische Entwicklung während früher Embryonalstadien der Proanuren (erster Fall) eingeleitet worden, so bliebe es aus oben genannten Gründen unverständlich, warum eine solche Materialverschiebung erfolgt.

Trifft diese Ansicht das richtige, so ist die morphologische Differenzierung noch heutigen Tages in der Ontogenese essentiell dieselbe wie in der Phylogenie, wenn auch die hier wesentliche

Digitized by Google

Verschiebung der Zellen nicht mikroskopisch sichtbar, sondern nur durch experimentelle Eingriffe wahrnehmbar gemacht ist. An eine Cänogenese wäre insofern zu denken, als wir nicht sehen, daß eine Incisur entsteht, aus dieser ein Loch wird und letzteres endlich cranialwärts wandert. Da aber das Material, an welchem sich die Perforation vollzieht, denselben Weg wie in der Phylogenie innehält, so ist virtuell der Etappengang noch derselbe. Man braucht sich bloß vorzustellen, daß die betreffenden Zellen ihre Fähigkeit, das Perforationsloch zu erzeugen, bis zu dem Moment aufsparen, wo das Loch wirklich im typischen Gang der Entwicklung nötig wird. Warum sie dies tun, ist vielleicht dadurch erklärbar, daß sich bestimmt determinierte Bildungszellen — nennen wir sie in unserm Fall »Foraminoblasten« — leichter und zweckmäßiger im Embryo verschieben können, als ihr Produkt, das Foramen selbst.

Solche Cänogenesen sind also scheinbare, durch das optische Bild vorgetäuschte. In Wirklichkeit liegt eine virtuelle Palingenese, wie man solche Prozesse bezeichnen könnte, vor. Dasselbe trifft vielleicht in vielen andern Fällen zu. Wenn sich die ontogenetische Abhängigkeit der Entwicklung der vorderen Extremität vom Visceralkorb bestätigen würde, welche nach den Resultaten der Regenerationsversuche wahrscheinlich ist (Kap. 2, S. 545), so könnte dies ein ähnlicher Vorgang sein, indem sich ein Visceralbogen zwar nicht der Form, aber wohl das Material desselben seiner prospektiven Bedeutung nach für die Gliedmaßenbildung nötig erweist. Ich hoffe in späteren Aufsätzen auf andre Fälle, von denen ich einen (Entstehung des Bronchialskelets, 1903, 1904 A) als ideelles Beispiel für diese, dem optischen Bilde nach als Cänogenesen auftretenden Differenzierungsvorgänge gewählt habe, noch besonders eingehen zu können.

Es muß uns bei der Phylogenese des Operculum nun besonders die Frage interessieren, wie sich historisch die bewirkenden Faktoren verhalten haben? Ist das Perforationsloch allmählich aus einer Incisur am hinteren Rand des Operculum hervorgegangen, so war die defekte Stelle in der Stammesgeschichte immer aufs engste dem Oberarm der Larve angepaßt, indem nur so viel Raum ausgespart wurde, als die Dicke desselben zur freien Bewegungsmöglichkeit beanspruchte. Ist daraus mit Notwendigkeit zu schließen, daß der bewirkende Faktor für die Entstehung der Incisur und später des Foramens in der Extremität selbst gelegen war? Dann wäre derselbe ja ein andrer als jetzt in der Ontogenese, weil in dieser bei

Digitized by Google

Bombinator sicher die Perforation auch ohne Anwesenheit des betreffenden Vorderbeins eingeleitet wird. Wäre es dagegen denkbar, daß in der Phylogenie stets eine gleiche Unabhängigkeit zwischen der Bildung des Opercularloches und dem Vorhandensein der Extremität wie jetzt in der Ontogenese von *Bombinator* bestanden hätte, dann könnten auch die entwicklungsphysiologischen Beziehungen gerade so essentiell unverändert sein wie die morphologischen. Wir wollen die eine Möglichkeit der phylogenetischen Entstehung des Opercularloches, nämlich die analog der jetzigen individuellen Entstehung, hierbei nicht ganz außer acht lassen, wenngleich ich ihr die geringere Wahrscheinlichkeit gegenüber der andern, oben begründeten Modalität zuspreche.

Lamarckistische und darwinistische (Selection) Erklärungsversuche würden, ohne eine Abhängigkeit des Perforationsloches vom Vorhandensein des Vorderbeins anzunehmen, soweit ich sehen kann, unmöglich sein. Ist die Incisur oder das Foramen direkt durch den Druck der Extremität erzeugt worden wie bei den experimentellen Fällen von Banchi und mir, bei denen das Operculum am atypischen Ort oder eine beliebige Integumentstelle des Kopfes perforiert wurde (Kap. 1, S. 517, 521), so war natürlich die Gliedmaße als primum movens unentbehrlich. Aber auch wenn durch Auslese solche Fälle fixiert worden wären, wo eine zufällig entstandene, im Bildungsvermögen des Organismus begründete Incisur oder Durchlochung des Operculum für die Gliedmaße benutzbar war, so hätte selbstverständlich nie eine Extremität fehlen dürfen, ohne daß der auslesende Faktor preisgegeben worden und damit die nützliche Koincidenz aus vielen unpassenden Zufällen für die Selection verloren gewesen wäre.

Eine dritte Ansicht jedoch könnte die Anwesenheit einer Extremität auch in der Phylogenese für entbehrlich halten, wenn nur die erste Anlage derselben determiniert ist. Sie entspringt der modernen vitalistischen Deutung der organischen Bildungsprozesse, welche in Fällen wie der Regeneration der Amphibienlinse aus dem oberen Irisrand den Beweis für ihre Spekulationen sieht; sie sagt sich: dieselbe Möglichkeit wie hier besteht überall, daß nämlich analog psychischen Willensakten für ein gegebenes Ziel Mittel bereit gestellt werden, welche allerdings ihrer ganzen Organisation nach verwendbar sein müssen. Der oben zitierte Vergleich von G. Wolff, daß Teile des Organismus sich autonom wie isoliert kämpfende Truppenkörper, denen die einheitliche Führung und gegenseitige Fühlung

Digitized by Google

abhanden gekommen ist, verhalten (vgl. S. 569), besagt für die Phylogenese, für welche jener Autor dieselben vitalen Kräfte fordert, daß der Kriegsplan entworfen sein kann, bevor die Kooperationen der einzelnen Heeresabteilungen beginnen. Unser Beispiel, die Bildung des Perforationsloches im Operculum, würde demnach so aufgefaßt werden können, daß gleichzeitig mit der Entstehung der Peribranchialhöhle auch die Bestimmung darüber getroffen sein konnte, daß eine zweckdienliche Partie für den Durchlaß des Vorderbeins ausgespart werden mußte. Voraussetzung ist natürlich das Vorhandensein des Vorderbeins; aber doch in ganz andrer Weise als nach lamarckistischer oder darwinistischer Ansicht. Bei letzteren muß die vordere Extremität zugegen sein, solange überhaupt die phylogenetische Bildung des Öcologismus zwischen Extremität und Opercularloch im Gange ist. Die Armlöcher werden gleichsam nach den Gliedmaßen, die ja durch sie hindurchgesteckt werden wie Arme durch eine Weste, zugeschnitten und angepaßt wie in einem Schneideratelier bei den ersten Anproben. Es könnte aber nach vitalistischer Meinung auch so sein, daß die Weste bei ihrer Fabrikation im Großbetrieb ihren zukünftigen Träger erst nach ihrer Fertigstellung zu Gesicht bekommt und dieser mit seinen Händen durch die Armlöcher hindurchschlüpft, so gut es geht. Bei der Regeneration der Linse vom Irisrand aus produziert ja auch Material, welches in der typischen Entwicklung die Linse selbst nicht aufbaut, spontan ein so vollkommenes Gebilde, weil es nötig ist.

In diesem Fall wäre dann die Vordergliedmaße nur der Idee nach für den Plan der Organisation nötig, aber während des ganzen Ausgestaltungsprozesses selbst auch historisch nicht erforderlich. Bei dem ontogenetischen Experiment an *Bombinator*-Larven war die Vordergliedmaße längst determiniert, als sie excidiert wurde. Die weitere Entwicklung, speziell die Unabhängigkeit der Perforation von der Extremität könnte nach vitalistischer Auffassung noch dieselbe sein wie in der uranfänglichen Bildungsgeschichte.

Es läßt sich aber diese Meinung auf unsern Fall nicht anwenden. Die mikroskopische Analyse des Operculum an der Perforationsstelle ergab, daß eine hochgradige Abplattung aller Schichten der äußeren Wand des Peribranchialraumes stattfindet, bis schließlich statt eines zweischichtigen Cylinderepithels, einer dicken Bindegewebslamelle und eines einschichtigen Plattenepithels, den Bestandteilen der Wand, bloß ein dünnes Häutchen übrig bleibt, bei welchem

Digitized by Google

nur gelegentlich zwei abgeplattete Kerne übereinanderliegen und welches sonst wie ein Syncytium aus einschichtigen Plattenepithelien gebaut ist (Taf. XVII Fig. 1, 5, 3 und Kap. 1, S. 513). Ist auch nachweislich eine abplattende Wirkung seitens der Extremität nicht vorhanden, da die Verdünnung auch eintritt, wenn eine solche fehlt, so ist doch die Übereinstimmung des mikroskopischen Bildes mit demjenigen bei der echten mechanischen Abplattung des Integumentes nach künstlicher Transplantation einer Extremitätenanlage unter dieses ganz frappant. Wir brauchen uns nicht vorzustellen, daß solche Bilder immer durch unmittelbare gewaltsame Einwirkung der drückenden Teile entstehen müssen. Es können, wie sich namentlich bei den Versuchen von Levy (1904) an der Anlage der Achillessehne von Kaninchen gezeigt hat, mechanische Kräfte als Reize wirken, welche die Produkte der Zellen bestimmen, ehe sie gebildet sind. Als Reminiscenz an frühere einmal stattgehabte Mechanomorphosen wie diese ist die circumscripte Abplattung der Schichten am Operculum verständlich. Sie muß also phylogenetisch unter Mitwirkung der Extremität und abhängig von ihr entstanden sein. Bei autonomer Bildung wäre jede andre Art der Perforation, grubige Vertiefung oder histiolytischer Abbau, aber gerade am wenigsten Abplattung und Verdünnung der Schichten zu erwarten.

Es kommt hinzu, daß der Entbindungsmechanismus bei den tripoden Unken auf der operierten Seite nur eingeleitet und nicht zu Ende geführt wird. W. Roux hat bereits bei seinen »funktionellen Strukturen« häufig gefunden, daß in der »Periode der Selbstdifferenzierung« gerade die feinste Ausgestaltung nicht geleistet, sondern vieles der gestaltenden Wirkung von außen einwirkender Faktoren überlassen wird. Auch bei den tauben Eischalen und Früchten fehlt es stets an der typischen Durchschnittsgröße (s. Abschnitt *a* dieses Kapitels). Es handelt sich also wohl um ein sehr verbreitetes Vorkommnis, so daß der Einwand an Gewicht verliert, daß im Einzelfall wie beim Operculum, nur der volle Effekt durch den Eingriff verhindert und gleichsam auf dem Weg zu seiner Vollendung gehemmt worden sei (vgl. dazu auch S. 528). Sofort verständlich sind die Unvollständigkeiten im Selbstdifferenzierungsvermögen, wenn historisch Abhängigkeit bestand und Überreste davon in diesen Störungen der letzten Ausgestaltung bei den operierten Tieren erblickt werden. Bei autonomer Entwicklung wäre nicht abzusehen, warum die Bildung nicht zu Ende geführt wird, wenn der korrespondierende, aber unbeteiligte Embryonalteil künstlich weggeschafft ist.

Digitized by Google

Diese beiden Gründe nötigen, wie mir scheint, eine andre phylogenetische Wirkungsweise bei Entstehung des Perforationsloches im Operculum anzunehmen als die heutige in der Ontogenese (wenigstens von *Bombinator*) ist. Aus phylogenetischer Abhängigkeit des Perforationsloches von der Extremität ist jetzt ontogenetische Unabhängigkeit des Initialstadiums, aber wahrscheinlich nicht des völligen Ablaufes der Perforation geworden.

W. Roux (1895, II, S. 911 u. f.) hat die Selbstdifferenzierung in derselben Weise hypothetisch abgeleitet, indem er sich vorstellt, daß anfänglich in der Phylogenie, solange die Arten nicht so fixiert und Störungen der vielen Variabilitäten leichter möglich waren, viel innigere Beziehungen der Teile des Organismus untereinander stattfinden mußten, um den Bestand des Organismus zu erhalten. Die Selbstdifferenzierung sei dagegen ein so fein ausgearbeiteter Mechanismus, daß dieser schon eine gewisse Konstanz der Lebensbedingungen verlange, um nicht in seinem Ablauf gestört zu werden.

Ein Beweis für diese Auffassung gewisser Selbstdifferenzierungen als entwicklungsphysiologischer Cänogenesen ist das Loch im Operculum. In allen andern Fällen, die ich im ersten Abschnitt dieses Kapitels besprach, liegen die Dinge nicht so klar. Bei manchen, z. B. der Unabhängigkeit der Skeletentwicklung von der Muskulatur glaube ich im speziellen Fall gezeigt zu haben (1906 A), daß sich beide Teile gegeneinander von jeher selbständig verhielten. Es ist also gewiß nur ein Bruchteil der Selbstdifferenzierungsprozesse cänogenetischer Natur.

Beschränke ich mich auf die experimentell geprüften, also sicheren Fälle von Selbständigkeit zweier später aneinander gebundener Anlagen während der anfänglichen Differenzierung, so ist beim Darm der Echinidenlarven (S. 565) möglicherweise die Mundbucht stets unabhängig vom Darm gewesen. Es existieren z. B. für die Entstehung des Wirbeltiermundes genug Hypothesen, welche denselben als autonome Bildung ansprechen. Auch bei den Beziehungen zwischen Muskel und Nerv ist es eine offene Frage, ob eine primäre Verbindung besteht. Ich bin allerdings persönlich geneigt, beide Fälle als solche aufzufassen, bei welchen wie beim Operculum phylogenetisch Abhängigkeit vorhanden war und erst cänogenetisch Selbstdifferenzierung eingetreten ist. Auch die Abhängigkeit der Fruchtbildung von der Bestäubung könnte als eine ursprünglich feste angesehen werden. Der Nachweis bei der Gurke, daß in diesem

Digitized by Google

Fall (und höchstwahrscheinlich auch bei anderm kernlosen Obst) solche Abhängigkeit nicht besteht, wäre dann eine Cänogenese. Aber hier ist der Einwand möglich, daß Verdickungen und Nährstoffspeicherungen an den verschiedensten Pflanzenteilen gefunden werden und wohl auch Teile der Blüte anfänglich unabhängig von der Besamung den gleichen Umwandlungsprozeß eingegangen sein könnten. Gilt doch auch die Abhängigkeit der Embryobildung von der Besamung heute ziemlich allgemein als »Hemmung«. So kann sehr wohl der historische Prozeß der umgekehrte sein als der oben vermutete, daß nämlich anfänglich Unabhängigkeit der Fruchtbildung von der Bestäubung bestand und dies nur in seltenen Fällen noch erhalten ist.

Es ist gewiß große Vorsicht geboten, ehe wir Selbstdifferenzierungen so deuten wie bei der Perforation des Operculum. Hier ist die Beziehung so klar und der Fall erscheint mir deshalb so sicher, weil das Loch keine andre Bedeutung haben und gehabt haben kann als die, der Extremität freie Passage zu gewähren (s. Kap. 3, S. 550).

Für morphologische Probleme ist es von großer Bedeutung, daß in dieser Verschiebung der Abhängigkeitsverhältnisse zwar eine echte Cänogenese vorliegt, daß aber das embryologische Substrat noch den alten Vorgang festgehalten hat. Wie die Funktionen beim ausgebildeten Tier sich verschieben können, so daß homologe Organe bei den einzelnen Tierklassen in verschiedener Tätigkeit angetroffen werden oder dieselbe Leistung von ahomologen Organen zustande gebracht wird, so sind in unserm Fall die physiologischen Faktoren der Entwicklung veränderte, aber das morphologische Geschehen ist wahrscheinlich doch noch das ursprüngliche. Denn wir sahen, daß das Material für die Perforationsstelle am caudalen Teil des Operculum entsteht und den Weg bis zur jetzigen Lage des Loches repetiert.

Liegt hier eine virtuelle Palingenese vor, wie es sehr wahrscheinlich ist, so ist auch das Motiv erkennbar, welches in der Phylogenie dazu führte, das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Extremität und Operculum zu lösen. Solange die Hände der Larve am Hinterrand oder durch Löcher des Operculum nach außen hervorragten, war ein dichter Abschluß gegen Verunreinigungen des Wassers, dessen Notwendigkeit der hochentwickelte Filterapparat als Schutz gegen Partikelchen in der Mundhöhle deutlich demonstriert, nach außen zu nur unvollkommen möglich. Nur dadurch, daß die Vorderbeine bis zur Metamorphose im Peribranchialraum

Digitized by Google

eingeschlossen bleiben, wird die Außenwand desselben gedichtet und damit die enge lokale Anlagerung des Opercularrandes an das Vorderbein, die ursprünglich von Anfang an bestand, unmöglich.

Die morphologischen Ergebnisse, welche über die Entwicklung der Muskulatur der Vorderbeine (Serratus- und Armmuskeln (s. Kap. 2, S. 534) gewonnen wurden, werde ich noch im Zusammenhang mit meinen Transplantationsversuchen überhaupt in einer späteren Arbeit erörtern.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Ammandale, Nelson, On abnormal ranid larvae from North-Eastern India. Proc. Zool. Soc. London 1905. Vol. I.

Banchi, A., Sviluppo degli arti pelvici del »Bufo vulgaris« innestati in sede anomala. Arch. Anat. Embriol. Vol. IV. Florenz 1905 (auch Monitore. Anno XV. 1904).

Barfurth, D., Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. I. 1894.

—— Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Sitzungsber. naturf. Gesellschaft. Rostock 1901 und Verhandl. Anat. Gesellschaft. 1901.

—— Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. Hertwig, Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. III. Kapitel 8. Jena 1903.

Bauer, A., Recherches sur quelques-unes des conditions qui règlent la régéneration des membres amputés chez le tétard de grenouille. Journal l'anat. physiol. Duval, Paris 1905.

Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti specialmente in periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitth. Zoolog. Station Neapel. Bd. XIII. 1899.

Born, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. IV. 1897.

Braus, H., Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. Hertwig, Handbuch der Entwickelungslehre. Bd. III. Kap. 5. Jena 1904 A.

—— Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandlungen der anat. Gesellschaft. Jena 1904 B.

—— Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVI. Jena 1905 A.

—— Über den Entbindungsmechanismus beim äußerlichen Hervortreten der Vorderbeine der Unke und über künstliche Abrachie. Münchener med. Wochenschrift (Sitzungsber. naturh.-med. Vereins Heidelberg). 1905 B.

—— Die Morphologie als historische Wissenschaft. Braus, Experimentelle Beiträge zur Morphologie. Heft 1. Leipzig 1906 A.

Digitized by Google

Braus, H., Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig? Ebendort (auch Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXV. 1906 B).

—— A. Banchi (Florenz) und seine Gliedmaßentransplantationen bei Anurenlarven. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVIII. Jena 1906 C.

Byrnes, E. F., On the regeneration of limbs in frogs after the exstirpation of limb-rudiments. Anatom. Anzeiger. Bd. XV. Jena 1898.

—— Regeneration of the anterior limbs in the tadpoles of frogs. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XVIII. Leipzig 1904.

Correns, C., Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörper auf die Nachkommenschaft hat. Ber. Deutsche bot. Gesellschaft. Bd. XVIII. 1900.

Driesch, H., Entwicklungsmechanische Studien. VII—X. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XI. Berlin 1893.

—— Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Leipzig 1899.

Drüner, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. Zoolog. Jahrbüch. Abt. Anat., Ontog. I. Teil XV. Bd. 1902. II. Teil XIX. Bd. 1904.

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. I—V. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. 1873. Bd. VIII 1874. Bd. XXXIV 1900. Bd. XXXVI 1902 und Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1875.

Fuld, E., Über Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden in Folge Mangels der Vorderbeine. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XI. Leipzig 1901.

Gaupp, E., Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Merkel-Bonnet. Bd. XIV. Wiesbaden 1905.

Gebhardt, W., Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. Archiv für Entw.-Mechanik. I. Teil. Bd. X 1900. II. Teil Bd. XX 1905 (s. auch Vortr. Verh. anat. Gesellschaft Halle 1902 und Vers. Deutscher Naturf. Ärzte. Karlsbad 1902).

Godlewski, E. jun., Versuche über den Einfluß des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1904 (s. auch Verhandl. internat. Zool.-Kongreß. Bern 1904).

Goldstein, K., Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Centralnervensystems auf die embryonale Entwicklung und Regeneration. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XVIII. Leipzig 1904.

Goette, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. 1875.

Greil, A., Über die sechsten Schlundtaschen der Amphibien und deren Beziehungen zu den postbranchialen (suprapericardialen) Körpern. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft. Jena 1904.

—— Über die Anlage der Lungen sowie der ultimobrachialen (postbranchialen, suprapericardialen) Körper bei anuren Amphibien. Anatom. Hefte. Merkel-Bonnet. Bd. XXIX. Wiesbaden 1905.

Jordan, P., Die Entwicklung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Inaug.-Diss. Leipzig 1888.

Digitized by Google

Kammerer, P., Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Experimentelle Studie. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XIX. Leipzig 1905.

Kerner, A. v., Pflanzenleben. Bd. II. Leipzig-Wien 1898.

Küster, L., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

Levy, O., Über den Einfluß von Zug auf die Bildung fasrigen Bindegewebes. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XVIII. Leipzig 1904.

Lewis, W. H., Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 1. On the origin of the lens. Americ. Journ. Anat. Vol. III. 1904.

Maurer, F., Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. Leipzig 1888.

—— Die Entwickelung des Darmsystems. Hertwig, Handbuch der Entwickelungslehre. Bd. II. Kap. 2. Jena 1902.

Morgan, Th. H., Regeneration. Columbia University, Biological Series. New York 1901.

Müller-Thurgau, Ursachen der Unfruchtbarkeit. Ber. schweiz. botan. Ges. Heft 13. 1903.

Noll, F., Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie). Sitzungsber. niederrhein. Gesellschaft. Bonn 1902.

Rettig, E., Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen. Jena 1904.

Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. I, II. Leipzig 1895.

Rubin, R., Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration der Amphibien. Arch. für Entw.-Mechanik. Bd. XVI. Leipzig 1903.

Rückert, J., Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. zum 70. Geburtstag C. v. Kupffer. Jena 1899.

Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. Botan. Mitt. aus den Tropen. Heft 1. 1888 (s. auch Pflanzengeographie. Jena 1898).

Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Princip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904.

Spemann, H., Über die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von Rana temporaria. Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. Ontog. Bd. XI. Jena 1898.

—— Über Correlationen in der Entwickelung des Auges. Verhandl. anatom. Gesellschaft. Jena 1901.

—— Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zool. Anzeiger. Bd. XXVIII. Leipzig 1905.

Strasburger, E., Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. wiss. Botanik. Bd. XXXVI. 1901.

Schulze, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Abhandl. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1892.

Wolff, G., Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchows Archiv. Bd. 169. 1902.

—— Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1902. (2. Aufl. 1905.)

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

Stereoskopische Aufnahmen mit der DRÜNERschen Camera (ZEISS, Jena). »Zur Betrachtung derselben gehört eine einfache Brille, in welche Konvexprismen mit nach außen gekehrter Basis eingesetzt sind. . . Auch das Frontbrett eines gewöhnlichen Stereoskops kann nach Entfernung des Bildträgers zur Betrachtung im Buche benutzt werden.« (DRÜNER, Über Mikrostereoskopie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. XVII. S. 290.)

Fig. 1. Normale *Bombinator*-Larve, fixiert. Mit Millimetermaßstab daneben. Das Tier war in vivo 21 mm lang. Die Anlage der hinteren Extremität liegt frei an der Schwanzwurzel zwischen der Schwanzmuskulatur und dem Analdarm. Die vordere Extremität sieht man als weißlichen Fleck durch das Operculum hindurch, und zwar in der Verlängerung des 3. Millimeterstriches des Maßstabes. Aufnahme mit f/55 (Vergr. 1,6fach).

Fig. 2. *Bombinator*. Journ. HEJ$\frac{04}{}$, 8G; fixiert. Aufnahme unter genau denselben Bedingungen (und also auch Größenverhältnissen) wie bei Fig. 1. Die Larve ist mit Silberdrahtstückchen in ihrer Lage festgehalten, Schwanz gestreckt.

Fig. 3. Dasselbe Tier wie in Fig. 2, von der Bauchseite; Aufnahme unter denselben Bedingungen wie bei 1 und 2. Der Schwanz eingerollt. Silberdrähte nur zur Stütze des Kopfes verwandt. Die linke Hinterbeinanlage, welche in Fig. 2 scheinbar dem Schwanz dicht anliegt (vgl. auch Textfig. 5 *b*, S. 538), steht in Wirklichkeit ziemlich stark schräg zu demselben, wie diese Aufnahme deutlich erkennen läßt. Nur die rechte Anlage liegt wie gewöhnlich der Schwanzwurzel an. Dagegen wurzeln beide Hinterbeine in typischer Entfernung vom Anus neben der Basis der Schwanzwurzel.

Fig. 4. *Bombinator*. Journ. HEJ$\frac{04}{}$ No. 9 Sch, fixiert, teilweise exenteriert und Schwanz abgeschnitten. Linke Körperseite. Zwei Drahtstützen. Aufnahme mit a_2, Vergr. 4fach.

Fig. 5. Dasselbe Tier wie in Fig. 4, bei derselben Vergrößerung. Rechte Körperseite. Drei Drahtstützen.

Tafel XVI.

Fig. 1. *Bombinator* gegen Ende der Metamorphose. Journ. SJ 10$\frac{04}{}$W. Nach einer Photographie und dem fixierten Tier selbst gezeichnet. Der Pfeil deutet auf einen Spalt vor dem Vorderbein, welcher zu den Kiemenresten führt (s. Fig. 5 auf dieser Tafel). Vergr. 3,4fach.

Fig. 2. *Bombinator*, im Anfang der Metamorphose. Journ. SJ$\frac{04}{}$V. Zeichnung und Vergrößerung wie bei Fig. 1.

Fig. 3. *Bombinator*, nach Beendigung der Metamorphose. Nach einer Momentaufnahme gezeichnet. Vergr. wie bei Fig. 1 und 2.

Digitized by Google

Fig. 4. *Rana fusca.* Vordere Körperhälfte. Totallänge in vivo gemessen 7,8 mm. Konturen mit Hilfe des Zeichenapparats nach der lebenden Larve entworfen. Ausführung der Zeichnung nach einer gleich weit entwickelten fixierten *Rana*-Larve. Vergr. etwa 15fach.

Fig. 5. Rekonstruktion (nach KASTSCHENKO) von der normalen (rechten) Kiemengegend der in Fig. 1 abgebildeten Unke. Situation wie bei letzterer. Gefäße mit rotem, entodermale Organe (mit Ausnahme der Kiemenreste mit grünem Überdruck.

Skelet: *Quadr* Quadratum, *Md* Mandibula, *Kg* Bindegewebsverdichtung an Stelle des späteren Kiefergelenks, *Hy* Hyoid. Der Proc. postero-lateralis (vgl. Textfig. 4, S. 523) liegt vor der Thyreoidea, der Proc. thyreoideus hinter derselben und hinter den Kiemengefäßen. *Scap* Scapula, *Procor* Procoracoid, *Cor* Coracoid, *G.Pf* Gelenkpfanne des Schultergürtels. Die vordere Extremität ist aus der Gelenkpfanne exartikuliert und weggenommen.

Die Verknöcherungen sind nicht besonders hervorgehoben, vielmehr ist die äußere Form eines jeden Skeletstückes ohne Rücksicht auf die histiologische Zusammensetzung dargestellt.

Organe des Entoderms: *Tub* Tuba Eustachii (grün), (Derivat der 1. Kiemenspalte), *Thym* Thymus (grün), *Thyr* Thyreoidea (grün), *Thyr.acc* accessorische Thyreoidea der rechten Körperseite (grün). Rechts neben den Ziffern *2* und *3* sieht man in den Eingang des flach gedrückten Kanals, auf welchen in Fig. 1 derselben Tafel der Pfeil weist. Der Kanal führt in die »Kiemenreste« (grau), welche solid sind und bis an die Kiemengefäße heranreichen. Auf der 2. Kiemenarterie, nahe ihrem Ursprung aus dem Truncus arteriosus, und zwar partiell in die Kiemenreste eingebettet, liegt ein kugeliges Epithelkörperchen (grün).

Gefäße: *Tr.art* Truncus arteriosus (rot). *1—4* die vier Kiemengefäße (rot). Letztere bilden hinter der Scapula die Aorta.

Nerven: *VII* Facialis, *IX* Glossopharyngeus (der Vagus liegt hinter der Scapula versteckt), *XII* Plexus cervicalis, *Pl.br* Plexus brachialis. Die vorderen Komponenten desselben (aus dem 3. und 2. Spinalnerven, FÜRBRINGER) kommen hinter der Scapula hervor, der 4. Spinalnerv (*4.Sp.N*) liegt caudalwärts von der Scapula. *N.spc* Nervus supracoracoideus (aus dem *Pl.brach*). Der Plexus ist an der Stelle durchgeschnitten, wo er hinter den Humerus tritt und der Nervus dorso-scapularis (FÜRBRINGER) außen vom Schultergürtel, der Nervus supracoracoideus innen von demselben abzweigen. Vergr. 45fach.

Fig. 6. Rekonstruktion (nach KASTSCHENKO) von der operierten (linken) Kiemengegend der in Fig. 1 abgebildeten Unke. Situation ungefähr wie bei letzterer (vgl. Text S. 525). Überdruck und Vergrößerung wie bei Fig. 5. Es ist in Fig. 6 das Tier so gedreht, daß das Hyoid hinter die Mandibula (und nicht wie in Fig. 5 neben dieselbe) zu liegen kommt.

Bezeichnung wie bei Fig. 5. Ein Schultergürtel fehlt völlig. Man sieht infolge der etwas gedrehten Lage auf die dorsale Wand der »Kiemenreste« *KR* (grau). Der Kanal und die Öffnung derselben *L* an

Digitized by Google

der Körperoberfläche (vgl. Fig. 1) sind geöffnet, so daß man das Lumen des Kanals bemerkt. *Ep.K* Epithelkörperchen (grün), *X* Nervus vagus. Ein Ast desselben, welcher am Vorderrand des 3. Kiemengefäßes nach vorn abzweigt, ist abgeschnitten. *R.A* Radix aortae (rot). Das 4. Kiemengefäß geht in die Pulmonalisarterie über (rot).

Tafel XVII.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch den Kopf und die vordere Rumpfpartie der in Textfig. 1, 2 und 3 (S. 512 und 516) abgebildeten Unke. Vergr. 12fach. Knorpelige Skeletteile mit blauem Überdruck; die Knochenlamellen auf denselben hellgrau. Muskulatur dunkelgrau. Epithelien schwarz. *L.R* lymphatischer Raum, *cr.P* cranialer Teil der Peribranchialhöhle, *cd.P* caudaler Teil derselben, *G4.G4* Grenzen der in Fig. 4 bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten Partie der Vordergliedmaße, *G5.G5* Grenzen der in Fig. 5 ebenso reproduzierten Region, *m.K* mediale Kiemen, welche in den Peribranchialraum hineinragen. Innen von den Kiemenspalten und knorpeligen Kiemenbogen liegen die feinen Vorsprünge der Kiemenreusen. *ar* Arytaenoidknorpel, *D* Darm, *Cor* Herz.

Fig. 2. Die in Fig. 1 mit einem Pfeil bezeichnete Stelle bei stärkerer Vergrößerung (275fach). *Ce* zweischichtiges Cylinderepithel der Epidermis, *sp* superficielle Schicht, *b* basale Schicht, *Pe* einschichtiges Plattenepithel der Wandbekleidung des Peribranchialraumes, *Epe* Fortsetzung von *Pe* auf den Rest der perforierten Membran, *Esp* Fortsetzung der superficiellen Schicht der Epidermis auf den Rest der perforierten Membran. Im Bindegewebe zwischen den epithelialen Grenzlamellen liegen schwarze Pigmentzellen.

Fig. 3. Die in Fig. 5 mit einem Pfeil bezeichnete Stelle (s. auch in Fig. 1 beim oberen Verweisungsstrich *G5*) bei stärkerer Vergrößerung (275fach). Bezeichnungen wie in Fig. 2. *K* zwei plattgedrückte Kerne nebeneinander.

Fig. 4. Die in Fig. 1 zwischen *G4.G4* liegende Ellenbogengegend der Unke bei stärkerer Vergrößerung (50fach). Knorpel blau, Knochen hellgrau mit dunklerer Periostlinie. Muskeln dunkler grau, Nerven schwarzgrau, Epidermis (*Exe*) schwarz.

Fig. 5. Die korrespondierende Stelle der andern Körperseite (s. Fig. 1 zwischen *G5.G5*) in derselben Vergrößerung wie Fig. 4 (50fach). Farben und Töne wie bei letzterer. Der dem Humerusknorpel in der Verlängerung des Verweisungsstriches *Ce* anliegende Nerv ist in Fig. 4 ebenfalls getroffen. Die Hautpartie des Ellenbogens *Exe* ist also in beiden Figuren an identischen Stellen gezeichnet. *Ce* Cylinderepithel der Epidermis, *Pe* Plattenepithel der Auskleidung des Peribranchialraumes.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Zapfen *a* des Parasiten derselben Unke (s. Textfiguren). Vergr. 50fach. Überdruck und Töne wie bei Fig. 4 und 5. Die Handwurzel ist in der Verlängerung des mit ** bezeichneten Verweisungsstriches so abgeknickt, daß das Handskelet in der Figur rechts vom Unterarm liegt. *Exe* Epidermis der Extremität, *H* Hohlraum, in welchem die Gliedmaße liegt. Derselbe ist vielfach unterbrochen durch schmalere oder breitere Epithelbrücken. *We* Epithelschicht, welche den Hohlraum nach außen zu bekleidet. * verdünnte Partie dieser

Digitized by Google

Epithelschicht nach der Spitze des Zapfens zu. *Epid* Epidermis der Haut, nur stellenweise erhalten (an den übrigen Stellen durch den gestrichelten Kontur schematisch ergänzt). ** verdünnte Partie der Schicht *Exe* über der Spitze des Zapfens.

Fig. 7. Eine der in Fig. 6 zwischen *Exe* und *We* durch den Raum *H* hindurchführenden Epithelbrücken bei starker Vergrößerung (275fach). Der unregelmäßig konturierte Kern in der Pfeilrichtung innerhalb der Brücke ist in Caryokinese. *Exe* Epithel des Parasiten, *M* Muskulatur desselben, *H* Hohlraum, in welchem der Parasit liegt, *Pe* den Hohlraum auskleidendes Plattenepithel, *Int* Bindegewebsschicht des Integuments des Autositen.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

1. Ist die Bildung des Perforationsloches im Operculum während der Metamorphose abhängig vom Vorhandensein einer Vordergliedmaße? . . . 509
2. Über die Regenerationsfähigkeit der Extremitäten bei Anurenlarven . 529
3. Auszüge aus den Protokollen über die angestellten Versuche und andre Ergänzungen zu Kapitel 1 und 2 546
   a. Experimente an der vorderen Extremität 546
      I. Vorversuch 546
      II. Excisionen der Gliedmaßenknospe bei Bombinatorlarven. 547
      III. Verbrennung der Kiemen- und Gliedmaßengegend bei jungen *Rana*-larven 552
   b. Experimente an der hinteren Extremität 554
4. Reflexionen 556
   a. Casuistische Betrachtungen über den Entbindungsmechanismus beim Hervortreten der Vorderbeine der Unke aus der Peribranchialhöhle. 556
   b. Entwicklungsphysiologische Ergebnisse und Schlüsse 568
   c. Phylogenetische Betrachtungen und morphologische Schlüsse. . . . 574

Digitized by Google

Zur Entwicklung des menschlichen Brustkorbes.

Von

Dr. Charlotte Müller,
med. pract., Zürich.

(*Aus dem anatomischen Laboratorium Zürich.*)

Mit 21 Figuren im Text.

Einleitung.

Die wenig zahlreichen Untersuchungen, die heute über das embryonale Thoraxskelet des Menschen vorliegen, befassen sich fast ausschließlich mit der Entwicklung seiner einzelnen Teile und berücksichtigen in erster Linie deren Histogenese. Dagegen fehlt uns bis jetzt fast jede Kenntnis der Formverhältnisse des Brustkorbes während der Fötalzeit, und zwar sowohl was die einzelnen ihn zusammensetzenden Skeletstücke, als auch vor allem was seine Gesamtform anlangt.

Diese Lücke auszufüllen, dazu sollten die Beobachtungen, über welche ich mir im folgenden zu berichten erlaube, einen ersten Schritt darstellen.

Zuvor mag mir jedoch gestattet sein, meinen hochverehrten Lehrern: Herrn Prof. Dr. G. Ruge für die Anregung zu dieser Arbeit, die uneigennützige Überlassung des Materials und die allzeit wohlwollende Unterstützung, sowie Herrn Prof. Dr. W. Felix für das liebenswürdige Interesse und manchen guten Ratschlag meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

Als Material diente mir eine Serie von sieben menschlichen Embryonen, welche nach Maßgabe der Körpergröße sämtlich dem zweiten Fötalmonat angehören. Leider konnte die Untersuchung aus äußeren

Digitized by Google

Gründen nicht auf ältere Stadien ausgedehnt werden; es ergab sich jedoch im Laufe derselben, daß die wichtigsten Entwicklungsvorgänge am Thoraxskelet, insbesondere auch mit Rücksicht auf seine äußere Form, sich innerhalb dieser Embryonalperiode abspielen.

Die Embryonen stammten aus der embryologischen Sammlung des hiesigen anatomischen Instituts und wurden mir bereits in Querschnittserien von 20 μ Schnittdicke zerlegt zur Verfügung gestellt. Als Fixationsmittel hatten, da die Mehrzahl der Exemplare in bereits fixiertem Zustande dem Institut als Geschenk übermittelt worden war, die verschiedensten Flüssigkeiten Anwendung gefunden. Es wird im folgenden bei jedem einzelnen derselben eine diesbezügliche Angabe gemacht werden. Als vorteilhafteste Färbungsmethode erwies sich für unsre Zwecke die Doppelfärbung mit Borax- bzw. Parakarmin und Jodgrün. Indem der letztere Farbstoff nicht nur den ausgebildeten Knorpel scharf aus der (roten) Umgebung heraushebt, sondern schon den Vorstufen desselben vom ersten Beginn der Bildung hyaliner Grundsubstanz an einen deutlich grünlichen Farbenton verleiht, eignet sich diese Tinktionsmethode ganz besonders für Untersuchungen am embryonalen Skelet.

Von allen Embryonen liegen photographische Abbildungen oder Zeichnungen vor, welche vor der Einbettung angefertigt worden waren und ihre ursprüngliche äußere Konfiguration wiedergeben.

Den Bericht über meine Untersuchung werde ich in zwei Teile gliedern. Der erste derselben soll neben einer kurzen Skizzierung der angewandten Untersuchungsmethode (plastische Rekonstruktion) der genauen Beschreibung der durch sie gewonnenen Thoraxmodelle gewidmet sein. Das Hauptgewicht wird dabei auf die Formverhältnisse gelegt und histologische Daten nur, soweit sie zum Verständnis erforderlich sind, eingeflochten werden. Der zweite Teil soll eine zusammenhängende Darstellung der Befunde, und zwar nach zwei Richtungen, enthalten. Erstens wird darin versucht werden, die Entwicklungsvorgänge, die sich am menschlichen Thorax während des zweiten Fötalmonats vollziehen, im Zusammenhang zu verfolgen, wiederum unter besonderer Berücksichtigung der Formverhältnisse. In zweiter Linie werden in einer Vergleichung der embryonalen mit den erwachsenen Zuständen die für jene nachgewiesenen Eigentümlichkeiten nochmals zusammengefaßt und beleuchtet werden.

Digitized by Google

I. Teil.

A. Methode.

Die für das Studium von Formen gegebene Methode der Untersuchung ist die plastische Rekonstruktion. Sie wurde mit einigen Modifikationen nach dem Prinzip des Bornschen Plattenmodellierverfahrens vorgenommen. An Stelle der gebräuchlicheren Wachsplatten kam dickes Zeichenpapier zur Verwendung, das bei genügender Festigkeit sich doch noch leicht schneiden ließ. Auf dieses Zeichenpapier wurden die Schnittbilder mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparats entworfen und darauf mittels einer feinen Schere ausgeschnitten. Es folgte das Aufeinanderkleben derselben mit flüssigem Leim in richtiger Reihenfolge und unter Berücksichtigung der Orientierungslinien. Dabei mußte das zum Zwecke der leichten Schneidbarkeit relativ dünn gewählte Zeichenpapier durch Einlagen in Form von Pappstückchen zwischen je zwei aufeinanderfolgende Schnitte auf die der Vergrößerung entsprechende Dicke ergänzt werden. Selbstverständlich brauchen die Einlagen nicht die genaue Gestalt der Schnittbilder zu haben; es können als solche z. B. einfach viereckig zugeschnittene größere und kleinere Pappstückchen verwendet werden. Dagegen ist ihre Dicke natürlich durch die angewandte Vergrößerung und die Dicke des Zeichenpapiers genau bestimmt. Je zehn in dieser Weise aufeinander geklebte Schnitte wurden nun, wenn nötig, mittels einer Kopierpresse auf ganz genau die gehörige Dicke zusammengepreßt. Nachdem die so gewonnenen Stücke in gleicher Weise auch untereinander vereinigt und die Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Teilen abgeschnitten waren, erhielt das ganze Modell einen Überzug von Wachs, so daß es auf den ersten Blick von einem aus Wachsplatten aufgebauten nicht zu unterscheiden ist.

Das geschilderte Verfahren schließt meines Erachtens gegenüber der ursprünglichen Bornschen Methode in verschiedener Hinsicht Vorteile ein. Einmal gewährleistet die Verwendung des genannten Materials an Stelle des Wachses, wie sie schon vor längerer Zeit Eingang in die Rekonstruktionstechnik gefunden hat, eine größere Festigkeit des Modells, wodurch sowohl die zu seiner Fertigstellung notwendigen Manipulationen erleichtert, als namentlich sekundäre Formveränderungen verhütet werden. Letztere können sich an reinen Wachsmodellen im Laufe der Zeit und besonders unter dem Einfluß der Wärme eher einstellen, hauptsächlich an Präparaten, die

Digitized by Google

wie das Thoraxskelet fast ausschließlich aus langen, dünnen, nur mit kleinen Flächen untereinander verbundenen Teilen zusammengesetzt sind. Anderseits bedeutet die Benutzung von Einlagen und die dadurch ermöglichte Verwendung dünnerer Platten eine willkommene Erleichterung der mühsamen und zeitraubenden Ausschneidearbeit. Als drittes endlich kommt hinzu, daß die Kostspieligkeit des Verfahrens mit dem Ersatz des Wachses durch ein billigeres Material sehr bedeutend herabgesetzt wird.

Die für die Rekonstruktion verwendeten Schnittserien waren mit Ausnahme einer einzigen mit Richtungslinien versehen. In diesem Falle mußte nach andern Orientierungspunkten gesucht werden, welche eine genügende Gewähr für die richtige Zusammensetzung des Modells bieten konnten. Als solche dienten mir die Lumina von Aorta und Neuralrohr und außerdem die Kontur der Rückenfläche des Embryo. Letztere gestattete eine Verschiebung der Schnitte in dorso-ventraler Richtung auszuschließen, indem ihre Krümmung in der Sagittalebene genau nach der vom intakten Embryo vorliegenden Zeichnung kontrolliert werden konnte. Eine Verschiebung in transversaler Richtung ist deshalb weniger zu fürchten, weil sie sofort an dem schlechten Aufeinanderpassen der Rippendurchschnitte erkannt wird, wie überhaupt die Gefahr, einen derartigen Fehler zu begehen, durch die Kompliziertheit der Schnittbilder bedeutend reduziert wird.

An allen Modellen ist mindestens ein Wirbel der an den Thorax anstoßenden cervicalen und lumbalen Region der Wirbelsäule noch mit dargestellt worden.

B. Beschreibung der Modelle.

Sie soll die untersuchten Stadien in der Reihenfolge vorführen, die durch den Entwicklungszustand ihrer äußeren Form gegeben ist.

Embryo 1 (Sammlungsnummer 405 J. 16).

Nackensteißlänge 13 mm. Fixation in denaturiertem Spiritus. Färbung mit Boraxkarmin und Jodgrün. Rekonstruktion des Thorax unter 25facher Vergrößerung. Die Höhe des Modells beträgt, der Dorsalfläche der Wirbelkörper entlang gemessen, 8 cm.

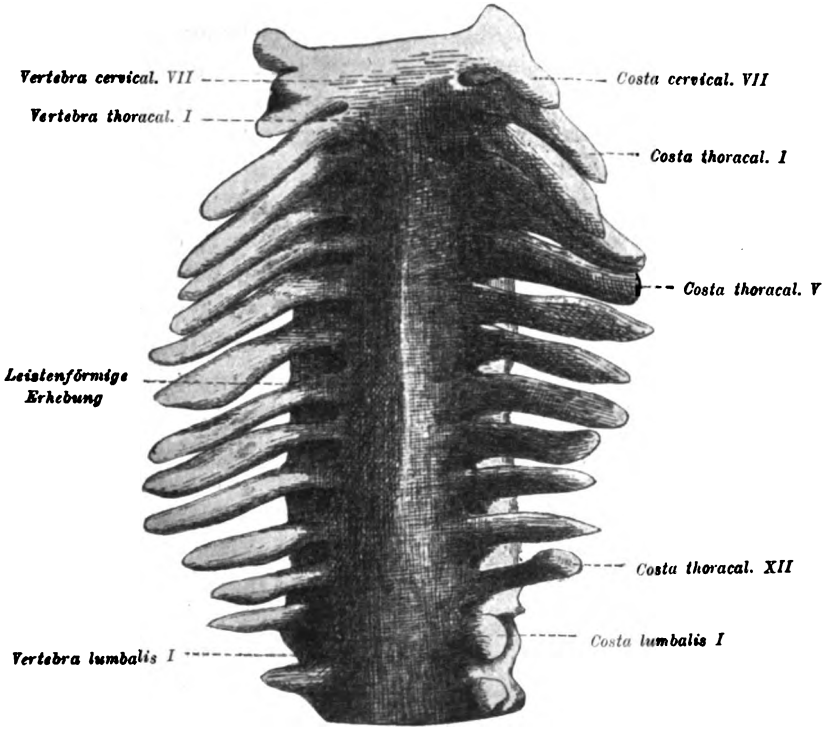
Dieser jüngste Embryo zeigt das Thoraxskelet in vorknorpeligem[1]

[1] Unter »Vorknorpel« verstehe ich im Gegensatz zu einigen andern Autoren, wie z. B. KOLLMANN, welche diese Bezeichnung für die jungen Stadien des

Digitized by Google

Entwicklungsstadium. Wirbelsäule und Rippen gehen ohne Grenze ineinander über. Die Wirbelsäule verläuft median und beinahe ganz

Fig. 1.



Aus einer Querschnittserie rekonstruiertes Modell der Thoraxanlage eines menschlichen Embryo von 13 mm N.-S.-Länge. Vergr. 25.

gerade, kaum merklich dorsalwärts gewölbt. Ihre Gliederung besteht in der abwechselnden Aufeinanderfolge von Körper- und Bogenanlagen = primitiven Wirbelbogen Frorieps. Die Unterscheidung

---

hyalinen Knorpels reserviert wissen möchten, ein Bindegewebe, das, als primäre Anlage späterer Skeletteile auftretend, aus kleinen, rundlichen, intensiv karminrot gefärbten Zellen besteht, welche so dicht aneinander gelagert sind, daß ihre Kerne sich gegenseitig beinahe berühren. Ich ziehe diese Benennung der von Schomburg vorgeschlagenen »Scleroblastem« deshalb vor, weil sie einerseits bereits eingebürgert und bequemer zu handhaben ist, anderseits, weil die Erwägung, welche Schomburg veranlaßte, sie fallen zu lassen, doch nur in beschränktem Maße Geltung hat, indem eine Reihe von Gelenken noch ontogenetisch die Entwicklung aus einer ursprünglichen knorpeligen Kontinuität verfolgen läßt, wie z. B. die Sterno-costal- und Intercostalgelenke, und ihre erste häutige Anlage demnach sehr wohl als vorknorpelige bezeichnet werden kann.

Digitized by Google

zwischen diesen zwei Bestandteilen eines späteren Wirbels beruht auf der Verschiedenheit, die sie im geweblichen Aufbau darbieten, indem der Körperbezirk mit seinen relativ großen Zellen und der eben beginnenden Verknorpelung auf den Querschnitten hell, die Bogenanlage dagegen dank ihrer Zusammensetzung aus dem typischen, oben charakterisierten Vorknorpelgewebe dunkel erscheint. Eine andre Trennung der einzelnen, aus je einer Bogen- und der caudal folgenden Körperanlage sich zusammensetzenden Wirbel voneinander besteht nicht.

Der perichordale Teil jeder Bogenanlage setzt sich an seinen dorso-lateralen Kanten ohne gewebliche Grenze in die eigentlichen Neuralbogen fort (Fig. 2). Diese verlaufen eine kurze Strecke weit in rein lateraler Richtung, biegen dann in der Gegend der späteren Costo-transversalverbindung in ungefähr rechtem Winkel dorsalwärts an die Seite des Rückenmarks um und laufen, nachdem sie die letztere zu mehr als der Hälfte umwachsen haben, sich verjüngend aus. Damit bilden sie die Seitenwände des Vertebralkanals, der in ganzer Ausdehnung der Brustwirbelsäule dorsalwärts breit offen ist. Die aufeinanderfolgenden Neuralbogenanlagen sind jenseits des aus dem Wirbelkanal austretenden Spinalnerven ebenfalls durch Vorknorpelgewebe untereinander in Zusammenhang, worin bereits die erste Anlage der späteren Verbindung zwischen den Wirbelbogen enthalten ist.

In analoger Weise, wie die Neuralbogen von der dorso-lateralen, so entspringen die Rippenanlagen von der ventro-lateralen Kante des perichordalen Bogenbezirks. Eine gewebliche Absetzung derselben gegenüber dem letzteren hat ebensowenig statt, wie zwischen diesem und den Neuralbogen. Die Rippe nimmt zunächst bis in die Gegend der späteren Costo-transversalverbindung rein lateralen Verlauf und bildet, indem sie auf dieser ganzen Strecke mit der Basis des Neuralbogens zusammenfließt, mit dieser eine einheitliche seitliche Verlängerung des perichordalen Teils der Bogenanlage. Dann wendet sie sich ventro-lateralwärts, wobei die proximalen Rippen gegenüber den distalen, deren Verlaufsrichtung ungefähr zwischen ventral und lateral die Mitte hält, durch beträchtlichere ventrale Abweichung ausgezeichnet sind. Nach kurzem, ziemlich geradlinigem und horizontalem Verlauf enden sie zugespitzt vollkommen frei. Die rechtsseitigen Rippen sind durchschnittlich etwas länger als die linken. Die maximale Länge von 4 cm weist beiderseits die 5. Rippe auf. Distalwärts nimmt sie rascher als proximalwärts ab.

Digitized by Google

Den beschriebenen entsprechende aber unansehnlichere Rippenanlagen finden sich auch außerhalb der Thoracalregion in den anstoßenden Teilen der Hals- und Lendenwirbelsäule vor. Die ansehnlichste Größe erreicht die dem 7. Halswirbel zugehörige, die links eine Länge von 23, rechts von 20 mm aufweist. In noch stärker reduziertem Zustand tritt sie uns am 6. Cervical- und am 1. Lumbalwirbel entgegen. An andern Wirbeln kann sie nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Von der Sternalanlage fehlt um diese Zeit noch jede Andeutung.

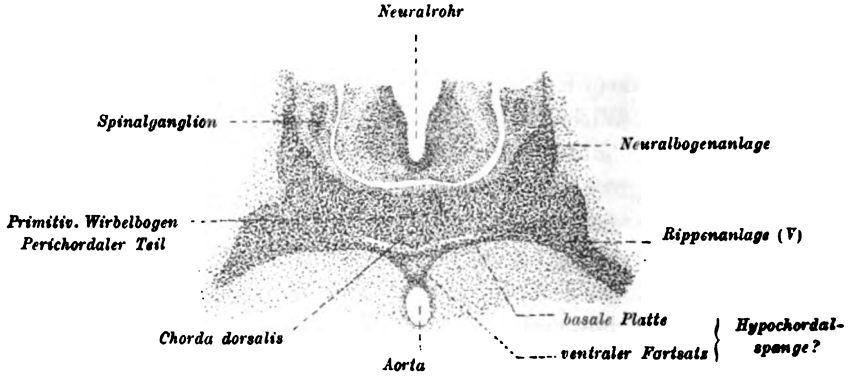
Die ventrale Fläche der Brustwirbelsäule überzieht in der Ausdehnung vom 2.—9. Brustwirbel eine mediane kammförmige Erhabenheit, welche im Bereich des 6. und 7. Thoracalwirbels die maximale Ausbildung und damit eine Höhe von 3 mm erreicht. Mit durchschnittlich 5 mm breiter Basis sitzt sie der ventralen Fläche der Wirbelsäule auf und läuft gegen den ventralen freien Rand, mit welchem sie bis an die Dorsalwand der Aorta heranreicht, in eine ziemlich scharfe Kante aus. Der Klarlegung ihrer Beziehungen zur eigentlichen Wirbelsäule sind noch einige Angaben über die histologischen Verhältnisse in der letzteren vorauszuschicken. Der hauptsächlichste gewebliche Unterschied zwischen Körper- und Bogenbezirk wurde bereits namhaft gemacht. Die im ersteren eben beginnende Verknorpelung nimmt den Ausgang von zwei Centren, welche zu beiden Seiten der Chorda gelegen und dorsal sowie ventral von ihr durch ein median verlaufendes Septum getrennt sind, in dessen Bereich das Gewebe ebenso wie auch in den peripheren Schichten des Körperbezirks noch auf indifferenterer Stufe steht. Die Körperanlage besitzt vorläufig kaum halb so große cranio-caudale Ausdehnung wie die Bogenanlage, aus welcher bekanntlich nicht nur der craniale Teil des späteren Wirbelkörpers, sondern auch die anliegende Intervertebralscheibe hervorgeht. Zwischen Körper und Bogen besteht übrigens keine scharfe Grenze, sondern ein allmählicher geweblicher Übergang. Der aus typischem Vorknorpel aufgebaute primitive Wirbelbogen zeigt im perichordalen Teil eine deutliche konzentrische Anordnung der Zellen um die Chorda.

Die leistenförmige Erhebung bietet nun ein etwas andres Verhalten gegenüber der eigentlichen Wirbelsäule dar, wenn man sie im Bereich des Körper- und wenn man sie im Bereich des Bogenbezirks betrachtet. In letzterem präsentiert sie sich auf Querschnitten als ventral von dem perichordalen Bogenbezirk gelegener Zellkomplex (Fig. 2), an welchem eine basale Platte und ein ventralwärts von ihr

Digitized by Google

abgehender zapfenförmiger Fortsatz unterscheidbar sind. Die basale Platte ist quergestellt, von der peripherſten Schicht der eigentlichen Bogenanlage durch eine feine Spalte getrennt und geht jederseits ohne Grenze in den Anfang der Rippenanlage über, der sie bezüglich des histologischen Aufbaues vollkommen entspricht. Anders verhält sich der Fortsatz. Die Zusammensetzung aus größeren, helleren Zellen und deutlich grünlich tingierter, wenn auch spärlicher Intercellularsubstanz bedingt seine gewebliche Übereinstimmung mit dem Körperbezirk, von dem er sich nur undeutlich durch etwas geringere Größe und engere Aneinanderlagerung der Elemente unterscheidet. Der Übergang der basalen Platte in den Fortsatz ist ein unvermittelter, so daß die beiden Teile ziemlich scharf voneinander

Fig. 2.



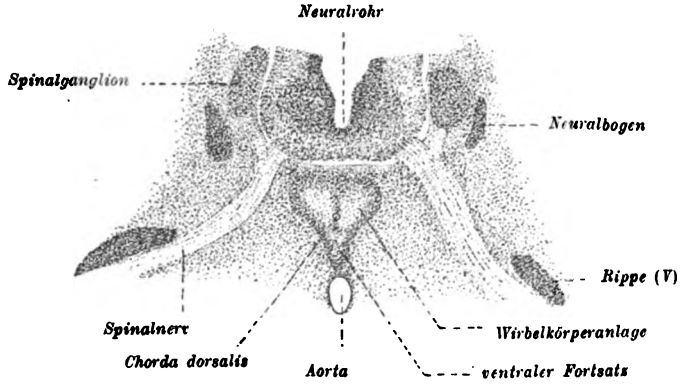
Querschnitt durch die Thoraxanlage von Embryo I in der Höhe des Bogenbezirks des 5. Brustwirbels. Vergr. 40.

abgrenzbar sind. Der Fortsatz erstreckt sich ventralwärts bis zur Dorsalfläche der Aorta und hebt sich durch eine verdichtete Randzone deutlich gegen das zu beiden Seiten gelegene Bindegewebe ab. Im distalen Teil der Bogenanlage legt sich die basale Platte unter Verschwinden der proximal bestehenden trennenden Spalte inniger dem perichordalen Bogenbezirk an, von dem sie schließlich nicht mehr abzutrennen ist; der ventrale Fortsatz entspringt nun direkt von der ventralen Fläche der Bogenanlage. Ähnliche Verhältnisse treffen wir im Körperbezirk (Fig. 3). Die basale Platte erscheint hier, wenn sie nicht in der breiten Perichondriumschicht enthalten ist, welche den Wirbelkörper an der ventralen Fläche überzieht, vollkommen verschwunden. Der Fortsatz, der durch jenes Perichondrium im proximalen Teil des Körpergebiets zunächst gegen den Wirbel-

Digitized by Google

körper abgesetzt ist, bildet noch etwas weiter distal die direkte gewebliche Fortsetzung des letzteren und tritt in der Gestalt eines ventralen Dornfortsatzes in die Erscheinung. Doch ist auch hier noch bei genauer Beobachtung als letzter Überrest der ursprünglichen Grenze eine tangentiale Anordnung der peripherstenen, der Fortsatzbasis benachbarten Zellreihen des Wirbelkörpers zu erkennen, deren Elemente sich zugleich durch etwas spindelförmige Gestalt von den umgebenden unterscheiden. Ein vollständig kontinuierlicher Übergang kommt somit auch im Körperbezirk, wo der innigste Zusammenhang besteht, nicht zustande. Der Fortsatz selbst zeigt hinsichtlich seines geweblichen Charakters keine Unterschiede in Bogen- und

Fig. 3.



Querschnitt durch die Thoraxanlage des Embryo 1 in der Höhe des Körperbezirks des 5. Brustwirbels. Vergr. 40.

Körpergebiet; er erstreckt sich in ununterbrochener geweblicher Kontinuität über die genannte Anzahl von Brustwirbeln. Dem 1. Brustwirbel fehlt ein wohl abgegrenzter ventraler Fortsatz, während die basale Platte im Bereich der Bogenanlage gut entwickelt ist. An den caudal auf den 9. folgenden Brustwirbeln wird auch die basale Platte vollständig vermißt.

Der Deutung dieses ventralen Anhängsels der Wirbelsäule bereitet die Kontinuität seiner Fortsätze große Schwierigkeiten: Die basale Platte, die in selbständiger Entwicklung im cranialen Teil der Bogenanlage, also ungefähr in der Gegend des späteren Intervertebralbezirks, zur Beobachtung kommt, und die einem späteren Wirbel zugehörigen Rippenanlagen untereinander verbindet, entspricht zweifellos der zuerst von Froriep 1883 an Hühner- und 1886 an

Digitized by Google

Rindsembryonen beschriebenen Hypochordalspange. Dagegen fehlt mir vorläufig jedes Verständnis für die Bedeutung der Fortsätze, insbesondere, da ihnen alle Segmentation abgeht. FRORIEP hat nach Befunden an den drei ersten Halswirbeln von 12 mm langen Rindsembryonen ähnliche ventrale Fortsetzungen der Hypochordalspangen abgebildet, ohne ihrer jedoch im Texte Erwähnung zu tun, so daß ich auch nicht darüber orientiert bin, ob dieselben dort segmental, immer den Hypochordalspangen entsprechend, angeordnet waren, oder wie an meinem Präparat eine kontinuierliche Leiste bildeten. Möglicherweise steht die Entwicklung dieser Leiste in Beziehung zu einer ähnlichen Kantenbildung, welche an der Ventralfläche der Wirbelsäule mancher niedererer Säugetierformen beobachtet werden kann. Bei BARDEEN (1) finde ich hinsichtlich dieses Gegenstandes nur die Bemerkung, daß in der Thoracalregion menschlicher Embyronen vorübergehend Hypochordalspangen auftreten.

Embryo 2 (392 J 6).

Scheitelsteißlänge 17 mm. Fixation in ZENKERscher Flüssigkeit. Färbung mit Boraxkarmin und Jodgrün. Vergrößerung des Modells 25. Höhe desselben 13 cm.

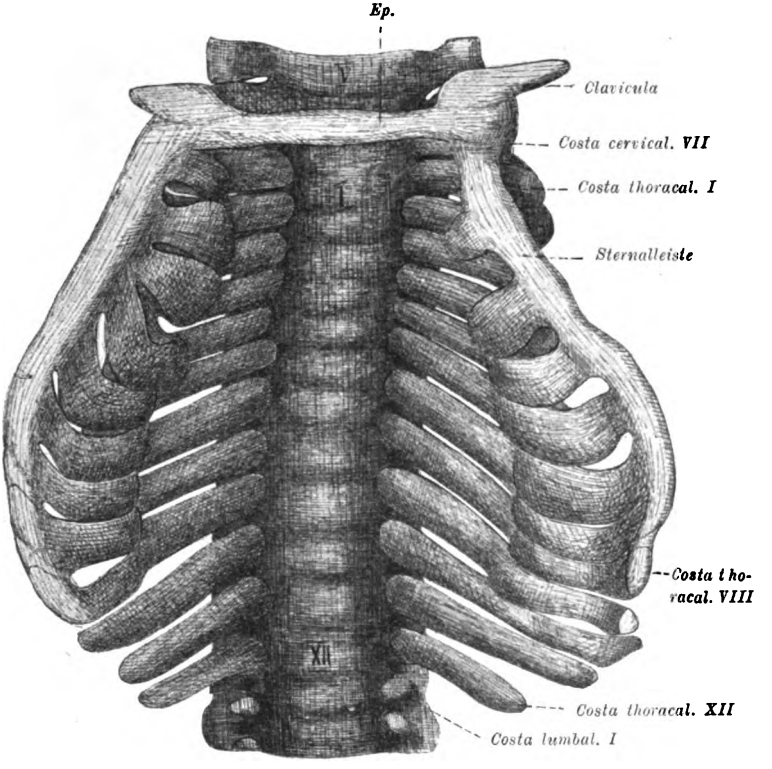
Gegenüber dem zuvor beschriebenen zeichnet sich dieser Thorax in erster Linie durch die großen Fortschritte aus, die die Verknorpelung in ihm gemacht hat. Nicht nur sind die einzelnen Wirbel in ihren hauptsächlichsten Bestandteilen knorpelig angelegt; auch die Rippenanlagen zeigen bereits ausgedehnte knorpelige Umwandlung, so daß nur noch ihre ventralen Enden den indifferenteren vorknorpeligen Charakter sich erhalten haben.

Äußere Form des Thorax (Fig. 4). Derselbe ist im allgemeinen symmetrisch, stark in transversaler Richtung abgeplattet. Eine ventrale Wand fehlt ihm noch vollständig, indem die paarigen Sternalleisten in ganzer Ausdehnung weit voneinander entfernt sind. Die dorsale Wand beschreibt in ihrem Verlauf vom proximalen zum distalen Rande einen flachen, dorsalwärts gewölbten Bogen. Dagegen bietet die Seitenwand in ihren Wölbungsverhältnissen ein sehr eigentümliches Verhalten dar, welches auch der Gesamtkonfiguration des Brustkorbes ein auffälliges Gepräge verleiht. Vom Ursprung aus der dorsalen nimmt die laterale Thoraxwand zunächst ventralen und zugleich etwas medialen Verlauf. Die letztere Richtung ist stärker im Bereich der proximalen als der distalen Rippen

Digitized by Google

ausgesprochen. Ungefähr in der Mitte ihrer Breite, d. h. Mitte zwischen dorsaler uud ventraler Begrenzung angelangt, biegt sie lateralwärts ab, in flachem Bogen im proximalen, in schärferem im distalen Abschnitt. Während sie nun proximal die neue Verlaufsrichtung bis zur Sternalleiste beibehält, welch letztere sie demnach in leichter Divergenz mit der Seitenwand der andern Seite erreicht, erfährt sie

Fig. 4.



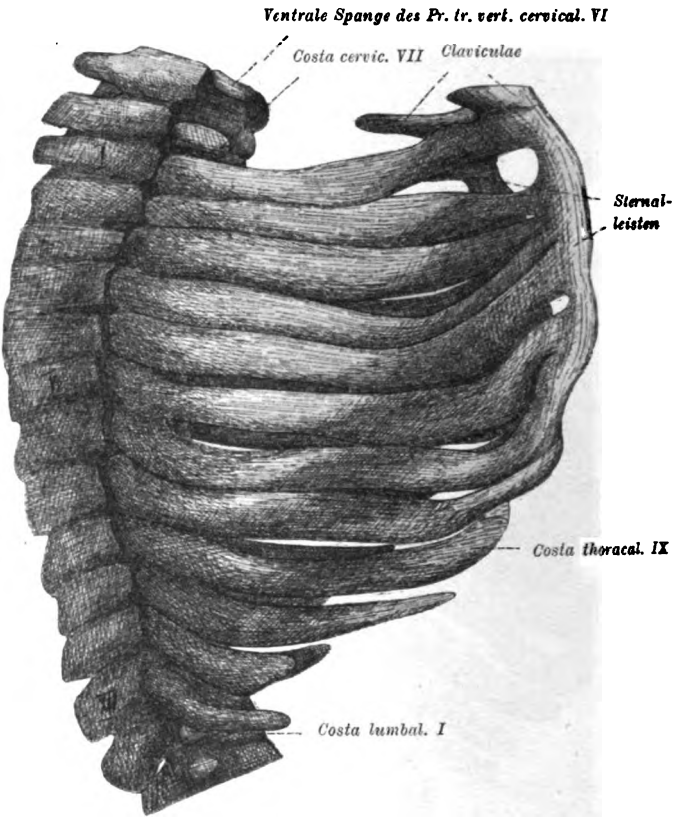
Aus einer Querschnittserie rekonstruiertes Modell des Thorax eines menschlichen Embryo von 17 mm S.-S.-Länge. Ansicht von vorn. Vergr. 16.

im distalen Teil vorher nochmals eine Abknickung, diesmal in medialer Richtung, worauf sie nach kurzem, rein ventralem Verlauf ebenfalls in der Sternalleiste endet (Fig. 5). Es beschreibt somit die Seitenwand vom Ursprung aus der Dorsalwand an in dem proximalen Teil einen einfachen Bogen mit medianwärts gerichteter Konvexität, in den distalen Partien dagegen eine S-förmige Krümmung, bestehend aus einem dorsalen Bogenstück, das die Konvexität ebenfalls der Medianlinie zuwendet und einem ventralen Bogenstück, das

Digitized by Google

lateralwärts gewölbt ist. Diese doppelte Biegung ist noch deutlich an der 9. linken und der 8. rechten Rippe sichtbar. Die distal folgenden Rippen nehmen, soweit sie der Seitenwand angehören, ziemlich geraden Verlauf.

Fig. 5.



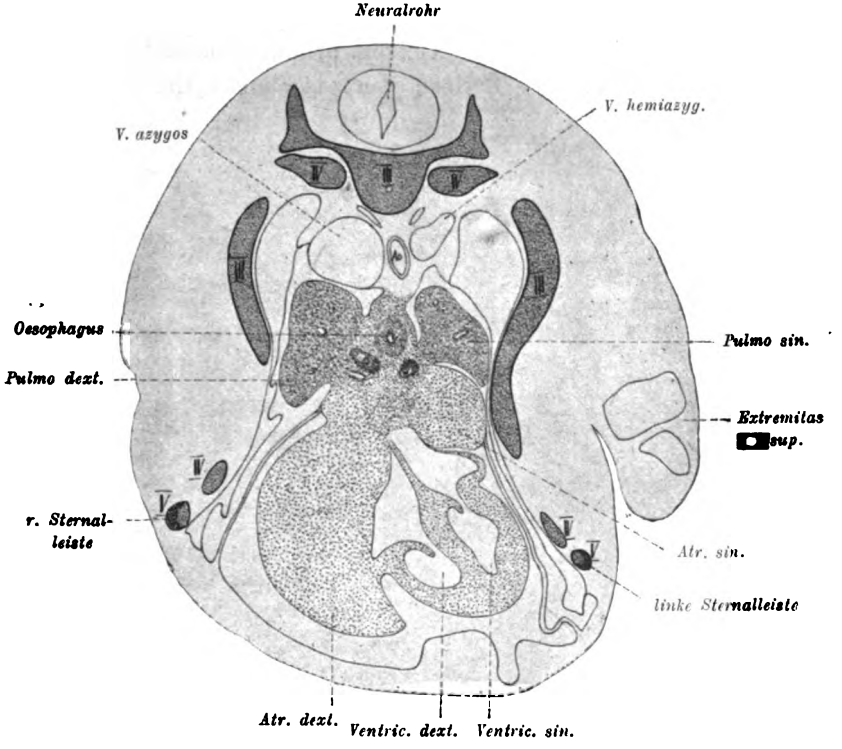
= Fig. 4 Ansicht von der Seite. Vergr. 16.

Ein Querschnitt, ungefähr in der halben Höhe des Thorax durch diesen gelegt, läßt die Verhältnisse vielleicht noch klarer erkennen (Fig. 6). Er zeigt uns das Cavum thoracis durch den medianwärts konvexen Bogen, den die Rippen in der Mitte ihrer Länge beschreiben, gesondert in einen dorsalen und einen ventralen Hohlraum, welche beide durch eine verengte Partie in weiter Kommunikation miteinander stehen. Der dorsale Hohlraum wird dorsal durch die dorsale Thoraxwand begrenzt, erhält die größte Querausdehnung am Übergang derselben in die Seitenwand und geht ventralwärts sich etwas

Digitized by Google

verengernd in den ventralen Hohlraum über. Dessen größter Querdurchmesser ist gegeben in dem Abstand der Sternalleisten voneinander und übertrifft fast durchwegs den maximalen Querdurchmesser des dorsalen Hohlraums. Ein ventraler Abschluß fehlt ihm selbstverständlich mit dem Mangel einer ventralen Thoraxwand.

Fig. 6.



Querschnitt durch den Thorax des Embryo 2 in der Höhe des 3. Brustwirbels. Vergr. 12.

Das Cavum thoracis verteilt sich in verschiedenen Höhen in verschiedener Weise auf die beiden Hohlräume. Proximal, im Gebiet der zwei ersten Rippen, fällt dem dorsalen der Hauptanteil desselben zu; in distaler Richtung erweitert sich jedoch der ventrale in beiden Durchmessern, und übertrifft jenen bald beträchtlich an Weite.

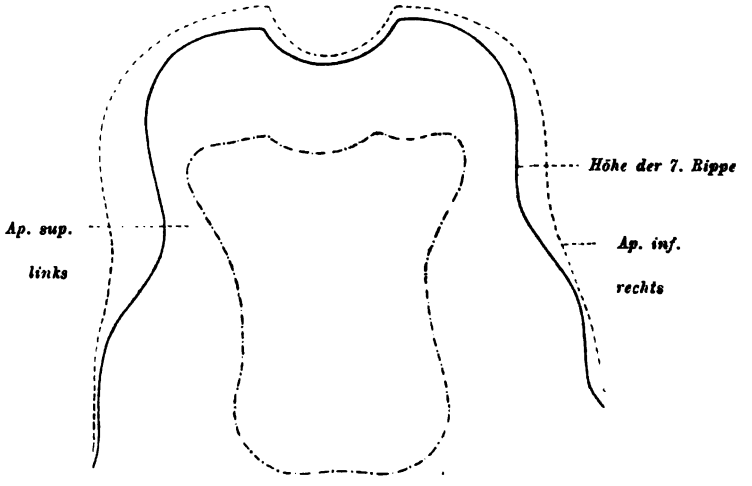
Äußerlich gibt sich die beschriebene Sonderung der Brusthöhle in Form einer flachen Furche kund, welche die seitliche Thoraxwand von der 1.—9. Rippe in sanftem ventro-distalwärts konvexem Bogen von proximal ventral distal- und dorsalwärts durchzieht und in der

Digitized by Google

mittleren Partie die größte Tiefe aufweist. Sie stellt das charakteristischste Merkmal dieser primitiven Thoraxform dar.

Die äußere Gestalt des Brustkorbes bestimmt auch in der Hauptsache die Form seiner Aperturen. Von diesen ist an diesem Präparat nur die Apert. sup. allseitig abgeschlossen. Ihre ventrale Begrenzung wird in Abweichung vom erwachsenen Zustand nicht von sternalen Teilen gebildet, worauf später genauer einzugehen ist. Vorläufig mag die so begrenzte obere Apertur in Unterscheidung zu derjenigen des Erwachsenen als Ap. sup. primitiva bezeichnet werden. Ihre Ebene fällt mit der horizontalen zusammen; die Form zeigt,

Fig. 7.



Konturen des Cavum thoracis von Embryo 2 in drei verschiedenen Höhen. Vergr. 15.

der beschriebenen Krümmung der seitlichen Thoraxwand entsprechend, Ähnlichkeit mit der Hantelform, indem in ihr eine dorsale und eine ventrale Erweiterung durch eine verschmälerte Mittelpartie verbunden sind. In der dorsalen Begrenzung springt der Körper des ersten Brustwirbels fast gar nicht vor; die ventrale verläuft in flach ventralwärts gewölbtem Bogen. Die dorso-ventrale Ausdehnung der Apertur ist bedeutender als die transversale.

Zur Vervollständigung des Bildes von der äußeren Thoraxform dient noch die Untersuchung des Thoraxindex in verschiedenen Höhen, d. i. des Verhältnisses von transversalem zu sagittalem Thoraxdurchmesser. Dabei ist für den vorliegenden Fall daran zu erinnern, daß der sagittale Durchmesser infolge des Fehlens der ventralen

Digitized by Google

Thoraxwand nicht natürlich bestimmt, sondern nur künstlich abgrenzbar ist. Ich verstehe darunter im folgenden den horizontalen geradlinigen Abstand zwischen ventraler Fläche der Wirbelsäule einerseits und Mitte zwischen den beiden Sternalleisten in der betreffenden Höhe anderseits.

Dank der starken seitlichen Abplattung erhält der Brustkorb eine relativ große dorso-ventrale Ausdehnung. Dies trifft namentlich für seinen proximalsten Abschnitt zu (Fig 7), indem, wie bereits erwähnt, im Bereich der 1. Rippe der sagittale Durchmesser sogar um ein Geringes den maximalen transversalen an Länge übertrifft, der Wert für den Thoraxindex infolgedessen unter 1 herabsinkt. Distalwärts ändert sich das Verhältnis jedoch bald, da sich die Brusthöhle erheblicher in transversaler als in dorso-ventraler Richtung erweitert. So wird der Index schließlich größer als 1. Dabei sind entsprechend der doppelten seitlichen Ausbuchtung des Brustkorbes zwei maximale Querdurchmesser, ein dorsaler und ein ventraler zu unterscheiden, die sich nicht ganz gleich verhalten. Der dorsale nimmt an Länge bis in die Höhe der 6. Rippe zu und verkürzt sich von da an allmählich wieder etwas; der ventrale wächst von der 1.—8. Rippe. Von da an fallen beide zusammen und behalten bis zur 12. Rippe annähernd konstante Größe bei. Die genauen Maße der Durchmesser gibt für drei verschiedene Höhen die folgende Tabelle:

Höhe	Maximaler transversaler Durchmesser		Sagittaler Durchmesser	Index	
	dorsal cm	ventral cm	cm	dorsal	ventral
1. Rippe	6,3	4,7	7,4	0,85	0,63
4. Rippe	7,4	8,1	9,0	0,82	0,9
7. Rippe	8,6	11,7	8,5	1,0	1,37
Apert. inf.	11,0				

Zum Zwecke der späteren Vergleichung soll noch das Verhältnis zwischen den Längen der Thoraxwände festgestellt werden. Dasselbe wird durch die folgenden Zahlen ausgedrückt:

Ventrale:		Laterale:		Dorsale Thoraxwand:
= 9,3	:	12,5	:	11,5
= 1	:	(1,1)	:	1,23

Die Länge der ventralen Thoraxwand wurde dabei gemessen

Digitized by Google

vom proximalen Rand der 1. bis zum distalen Rand der letzten sternalen Rippeninsertion, diejenige der dorsalen vom proximalen Rand des 1. bis zum distalen Rand des 12. Brustwirbels, der Ventralfläche der Wirbelsäule entlang. Das für die Seitenwand angegebene Maß entspricht deren maximaler Länge, welche sie am Übergang in die Dorsalwand aufweist.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der einzelnen Abschnitte des Thorax.

Die ventrale Thoraxwand ist in ihrer ersten Anlage, in Form paariger Sternalleisten ausgebildet. Dieselben stehen in ihrer ganzen Länge in ansehnlicher Entfernung voneinander. Sie verlaufen vom proximalen Ende in mäßiger Divergenz distalwärts, anfangs gerade, von der 3. linken bzw. 4. rechten Rippe an in flachem Bogen mit lateralwärts gerichteter Konvexität. Gleichzeitig entfernen sie sich auch merklich von der Wirbelsäule. Die distale Divergenz ist derart, daß der Abstand zwischen den distalen Sternalleistenenden (12 cm) um etwas mehr als das Doppelte die Entfernung zwischen den proximalen (5,3 cm) übertrifft. Bezüglich der Form der Sternalleiste macht sich zwischen costalen und intercostalen Bezirken ein kleiner Unterschied bemerkbar. Im Bereich der Rippeninsertionen hat die Sternalleiste die Gestalt einer Hohlrinne, die die konvexe Fläche ventralwärts, die Höhlung den entsprechenden Rippenenden zuwendet, welche sie auf der ventralen Fläche etwas weiter umgreift als auf der dorsalen. In den intercostalen Abschnitten erscheint die Rinnenform vielfach verwischt durch Übergänge in einfach cylindrische Gestalt. Gegen das distale Ende zu ist eine kontinuierliche leichte Verjüngung der Sternalleiste wahrnehmbar. Die letztere erreicht beiderseits eine Länge von 9,3 cm.

In histologischer Beziehung steht die Sternalleiste noch durchaus auf der Stufe des Vorknorpels. Nur im proximalen Endabschnitt findet sich in einem eng umschriebenen Bezirk, der sich an den Knorpel der 1. Rippe anschließt, und in welchem die Zellen etwas größer und schwächer rot gefärbt sind, während über dem Ganzen bereits ein leicht grünlicher Farbenton liegt, die Einleitung des Verknorpelungsprozesses angedeutet.

Mit der Sternalleiste stehen jederseits die sieben proximalsten Brustrippen in Zusammenhang. Die Sterno-costalverbindungen folgen sich auf der linken Seite in gleichmäßig distalwärts sich verkleinernden Abständen. Der Zwischenraum zwischen der 1. und 2. entspricht

Digitized by Google

ungefähr der Dicke eines ventralen Rippenendes; 6. und 7. Rippe berühren sich an der sternalen Insertion. Die rechte Seite weicht davon insofern etwas ab, als 2., 3. und 4. Rippe an der Sternalleiste dicht aneinander liegen, während die zwei ersten durch einen sehr weiten, die Dicke einer Rippe beträchtlich übertreffenden Zwischenraum getrennt erscheinen und die distal auf die 4. Rippe folgenden Intercostalräume in der Nähe der Sternalleiste auf schmale Spalten reduziert sind. Zwischen 6. und 7. Rippe findet wie links Berührung statt. Von der Verbindung mit der Sternalleiste nehmen die proximalen Rippen dorso-medialen, die distalen rein dorsalen Verlauf, wie sich schon aus der beschriebenen Seitenwandkrümmung ergibt.

Der histologische Bau der Sterno-costalverbindung ist sehr einfach; er besteht in allmählichem Übergang des Rippengewebes in das Sternalgewebe. Wie bereits erwähnt, ist die Verknorpelung in den Rippen mit Ausnahme der ersten noch nicht bis zu dem ventralen Ende vorgedrungen. Das Gewebe, aus dem sich die ventralen Rippenabschnitte aufbauen, stellt eine Zwischenstufe zwischen dem Vorknorpel der Sternalleiste und dem hyalinen Knorpel der dorsalen Rippenstücke dar. Von ersterem unterscheidet es sich nur dadurch, daß seine Zellen etwas größer und heller erscheinen. Es geht ohne scharfe Grenze einerseits in den Knorpel der Rippe, anderseits in das dichte, intensiv karminrot gefärbte Sternalgewebe über, welches infolgedessen auf Querschnitten durch die Sterno-costalverbindungen als verdichtete Endpartie der entsprechenden Rippen in die Erscheinung tritt.

Cranial an die proximalen Enden der Sternalleisten anschließend, findet sich ein eigentümlicher Zellkomplex (vgl. Fig. 4), der als schmale Brücke die proximo-ventralen Ecken der Seitenwände verbindet. Seine lateralen Teile sind jederseits eingeschaltet zwischen das ventrale Ende der Clavicula und das proximale der Sternalleiste. In ihrem Bereich besitzt die Brücke die größte Dicke. Medianwärts verjüngt sie sich in allen Richtungen, um erst in der Mitte selbst wieder eine leichte Verbreiterung, namentlich im dorso-ventralen Durchmesser zu erfahren. Sie mißt in dieser Richtung median 5 mm, am Ursprung von der Clavicula das Doppelte.

Mit Rücksicht auf den geweblichen Charakter stimmt sie in den lateralen Teilen am besten mit den peripherstenSchichten des Schlüsselbeinendes überein, mit denen sie den Aufbau aus kleinen, vorwiegend rundlichen, zum Teil aber auch spindelförmigen, dicht aneinander gelagerten Zellen gemein hat. Sie geht daher lateralwärts ohne Grenze ins

Digitized by Google

Clavicular gewebe über. Auch gegenüber der Sternalleiste erweist sich wenigstens auf Querschnitten eine genaue Abgrenzung als unmöglich. In der Richtung gegen die Medianlinie zu greift eine allmähliche Auflockerung Platz, wobei die Zellen weiter auseinander zu liegen kommen, sich auch in der Form weniger deutlich von denjenigen des umgebenden Bindegewebes unterscheiden, so daß sich das Brückengewebe hier nicht mehr scharf gegen jenes abhebt.

Über die Zugehörigkeit dieses Gebildes zum Skelet können meines Erachtens keine Zweifel bestehen. Seine innigen Lagebeziehungen zu Clavicula und Sternalleiste, sowie die gewebliche Übereinstimmung insbesondere mit jener sprechen unbedingt für sie. Mit Berücksichtigung seiner Lage und aus andern später zu erörternden Gründen bezeichne ich dasselbe und die entsprechenden Teile der andern Embryonen als Episternalgebilde.

Von der Schwertfortsatz-Anlage ist nichts erkennbar.

Die laterale Thoraxwand setzt sich zusammen aus den ventralen Abschnitten der elf proximalen Rippen, die bis zu $^3/_4$ ihrer Länge der Seitenwand angehören. Die 12. Rippe liegt in ihrem ganzen kurzen Verlauf in der Dorsalwand. Die Begrenzung der Seitenwand verläuft proximal, wo sie durch die 1. Rippe repräsentiert wird, annähernd horizontal, dorsal in ungefähr der Wirbelsäule paralleler Kurve, in der Mitte etwas weiter von jener entfernt als an beiden Enden. Den ventralen Abschluß gewinnt die Seitenwand in der Sternalleiste, deren Verlaufsrichtung bereits oben geschildert wurde. Am distalen Ende der Sternalleiste geht die ventrale Seitenwandgrenze ohne Absetzung und in flachem Bogen in die distale über. Diese, gebildet durch die Verbindungslinie zwischen distalem Sternalleistenende und den Spitzen der caudal auf die 7. folgenden Rippen, zieht fast geradlinig vertebral- und distalwärts zur Spitze der 12. Rippe.

Aus dem Verlauf von dorsaler und ventraler Grenze der Seitenwand resultiert für die letztere eine horizontale Verbreiterung von der 1. bis zur 7. und 8. Rippe von 6 bzw. 6,7 cm auf 8 bzw. 9 cm. In gleicher Weise bedingt der Verlauf von proximaler und distaler Grenze eine Zunahme der Höhe in vertebraler Richtung, so daß das Maximum derselben am Übergang in die Dorsalwand erreicht wird. Die Messung ergibt hier für die Seitenwandhöhe den Wert von 14 cm gegenüber 9 cm in der Nachbarschaft der Sternalleiste.

Die Wölbungsverhältnisse der Seitenwand fanden bereits früher Erwähnung.

Digitized by Google

Die Rippen sind auf jeder Seite in der Zahl von 12 Brustrippen vorhanden, denen sich noch eine rudimentäre 7. Halsrippe zugesellt. Von ihnen stehen rechterseits die neun ersten Brustrippen miteinander in Verbindung, während die drei letzten ventral frei endigen. Auf der linken Seite zeigt schon die 9. Rippe dieses letztere Verhalten, so daß hier nur acht Rippen untereinander in Zusammenhang und vier frei endigende vorhanden sind.

Der Verlauf der Rippen ist ein annähernd horizontaler, senkrecht zur Wirbelsäule gerichteter, ungefähr paralleler, selbstverständlich den Krümmungen der Seitenwand angepaßter. Ventrales und dorsales Rippenende liegen in ungefähr derselben Höhe. Eine Ausnahme machen davon nur die distal auf die 7. folgenden, in der Länge reduzierten Rippen, deren ventrale Enden gegenüber den dorsalen eine caudalwärts verschobene Lage einnehmen. Ein rein horizontaler Verlauf kommt jedoch nur den zwei proximalsten Rippenpaaren und der 3. rechten Rippe zu. Die distal folgenden beschreiben mit Ausnahme der 11. und 12. einen cranialwärts offenen Bogen, dessen Wölbung distalwärts stetig zunimmt. Dadurch erscheinen sie in zwei Schenkel gegliedert, einen dorsalen längeren mit absteigendem Verlauf und einen ventralen kürzeren, der aufsteigend Anschluß an die Sternalleiste oder die proximal vorausgegangene Rippe sucht. Die zwei letzten Rippenpaare entbehren des ventralen Schenkels und verlaufen in ganzer Ausdehnung dem dorsalen der 10. Rippe parallel. Schon an dieser erscheint der aufsteigende Schenkel in sehr reduzierter Form. Die Übergangsstelle zwischen den beiden Schenkeln verschiebt sich in distaler Richtung vertebralwärts auf der Rippe und fällt in den distalen Thoraxpartien zusammen mit dem Scheitel der ventralen seitlichen Ausbuchtung der lateralen Thoraxwand.

Im allgemeinen stellen die Rippen drehrunde, gegen das sternale Ende sich leicht verjüngende Knorpel- bzw. Vorknorpelstäbe dar, die fast durchwegs im Bereich des vertebralen Dritteils eine deutliche Abplattung in cranio-caudaler Richtung zeigen. Offenbar steht diese in causalem Zusammenhang mit der dichten Aufeinanderfolge der Rippen in diesem Abschnitt, wo sie stellenweise bis zur Berührung aneinander gedrängt sind; denn sie fehlt überall da, wo die Rippen durch weite Intercostalräume voneinander getrennt sind, wie es im sternalen Teil der Seitenwand und im Bereich der distalen Rippen der Fall ist. An vielen Rippen, doch nicht an allen, beobachtet man in einiger Entfernung vom ventralen Ende, entsprechend der Stelle, wo die Rippenschenkel ineinander übergehen, eine spindelförmige Anschwellung.

Digitized by Google

Ich lasse hier, um die Beschreibung nicht zu sehr zu zersplittern, gleich noch einige Angaben über die Form der vertebralen Rippenabschnitte folgen, obschon diese, streng genommen, zur dorsalen Thoraxwand gehören. Ein eigentliches Tuberculum ist noch an keiner Rippe entwickelt. Seine Stelle wird eingenommen von einer sehr flachen Erhebung an der dorsalen Rippenfläche da, wo sie dem Querfortsatz des entsprechenden Wirbels gegenüber liegt. Sie ist an den zehn proximalen Rippen nachweisbar, fehlt den zwei letzten Rippen vollständig. Ebenso wird an sämtlichen Rippen ein deutliches Capitulum vermißt, indem ihre vertebralen Enden eher etwas verjüngt als in eine köpfchenförmige Auftreibung umgestaltet sind.

Die Rippenlänge nimmt in Übereinstimmung mit der Breite der seitlichen Thoraxwand zu von der 1. Rippe, wo sie der Außenfläche entlang 10 cm mißt, bis zur 7., erreicht hier den Maximalwert von 14,5 cm und reduziert sich von da an sehr rasch gegen das distale Thoraxende hin. Die 12. Rippe erlangt als kürzeste jederseits die Länge von 4 cm.

Die Intercostalräume imponieren im allgemeinen als enge Spalten zwischen den aufeinander folgenden Rippen. Am engsten sind sie zwischen den dicken vertebralen Rippenstücken; die größte Weite erlangen sie in der Gegend des Überganges der Rippenschenkel ineinander. Ausnahmsweise weit sind der erste rechte und der zweite linke Intercostalraum, weil an den sie distal begrenzenden Rippen zum ersten Mal der distalwärts konvexe Verlauf auftritt. Die distalen Intercostalräume sind etwas weiter als die proximalen.

Intercostalverbindungen außerhalb der Sternalanlage gehen nur solche Rippen ein, die nicht mit jener in Zusammenhang stehen. So verbindet sich beiderseits die 8. mit der 7., auf der rechten Seite außerdem die 9. mit der 8. Rippe. Die Verbindung geschieht in folgender Weise: die distale der beteiligten Rippen nähert sich aufsteigend mit dem ventralen Ende dem distalen Rand der proximalen in einiger Entfernung von deren Spitze bis fast zur Berührung. Dann geht von ihrer Spitze ein zellreicher Gewebszug ab, der sie mit der gegenüberliegenden Stelle der proximalen Rippe in Verbindung setzt. Geweblich mit der Sternalleiste übereinstimmend, hebt er sich durch sein dichtes Gefüge scharf gegen das umgebende Bindegewebe ab, geht jedoch ohne deutliche Grenze in die Spitze der distalen und die peripheren Schichten der proximalen Rippe über. Stellenweise findet sich eine Abgrenzung gegen dieselben durch tangentiale Anordnung der Zellen angedeutet. Für alle drei Intercostalverbin-

Digitized by Google

dungen beträgt der Abstand vom ventralen Ende der proximalen der beteiligten Rippen ziemlich genau 2 cm. Die 9.—12. linke und 10.—12. rechte Rippe sind an den Spitzen allseitig von gewöhnlichem embryonalem Bindegewebe umgeben, wenn sie sich auch, soweit sie die Gliederung in dorsalen und ventralen Schenkel zeigen, ebenfalls den je proximal folgenden weitgehend nähern.

Dorsale Thoraxwand. Sie verläuft in sanftem, dorsalwärts gewölbtem Bogen. Indem sie gegen den cranialen Rand in beträchtliche ventrale Neigung übergeht, konvergiert sie mit den proximalen Sternalabschnitten. Die größte Breite weist sie in der Höhe der 6. Rippe auf, die den längsten in der Dorsalwand gelegenen Verlauf besitzt. Von hier an verschmälert sie sich sowohl proximal- wie distalwärts, so zwar, daß sie am distalen Rande nicht ganz so reduziert erscheint wie am proximalen.

Die Wirbelsäule hält sich ungefähr median. Auf eine leichte Linksskoliose in der cranialen Hälfte der Brustwirbelsäule darf wohl nicht allzuviel Gewicht gelegt werden, da sie innerhalb der Fehlergrenzen des Modellierverfahrens liegt, und demgemäß ein Kunstprodukt sein kann. Der Vertebralkanal ist noch überall weit offen, in der Mitte der Brustwirbelsäule etwas enger als oben und unten. Am weitesten ist der Verschluß in der Gegend vom 7.—10. Brustwirbel vorgeschritten. Der Abstand der dorsalen Enden der Bogenanlagen beträgt daselbst noch 4,3 cm, gegenüber 5,1 cm am 1. und 4,8 cm am 12. Brustwirbel. Ins Innere der Brusthöhle springt die Wirbelsäule proximal kaum, distal jedoch in zunehmendem Grade vor. Der Unterschied ist durch zwei Faktoren bedingt, erstens die in distaler Richtung statthabende Vergrößerung des dorso-ventralen Wirbelkörperdurchmessers, zweitens die dorsale Verschiebung der Costo-vertebralverbindung, durch welche diese auf die Seitenfläche des Wirbelkörpers und am letzten Brustwirbel schließlich auf die Wurzel des Wirbelbogens verlegt wird.

Die aufeinander folgenden, aus Körper und Bogen zusammengesetzten knorpeligen Wirbel sind durch nicht verknorpelte Intervertebralscheiben voneinander getrennt. Die Körper der cranialen Brustwirbel sind stark in die Quere ausgedehnt, die distalen besitzen bei nur wenig geringerer Breite einen bedeutenderen sagittalen Durchmesser und sind ventral stärker gewölbt. Ein deutlicher Unterschied in der Höhe konnte zwischen ihnen nicht konstatiert werden.

Digitized by Google

Vom dorso-lateralen Rande des Wirbelkörpers und zwar von dessen proximaler Hälfte, geht die Bogenanlage ab, an den zwei bis drei ersten Wirbeln rein transversal gerichtet, distalwärts allmählich in dorsaler Richtung abweichend. An den letzten Brustwirbeln hält ihr Verlauf zwischen lateral und dorsal die Mitte. In der Gegend der Costotransversalverbindung geht die Bogenbasis mit ungefähr rechtwinkliger Abknickung in den eigentlichen Bogenteil über, der die Seitenwand des Vertebralkanals bildet. Der Bogenteil erreicht die größte Länge am ersten, die geringste am letzten Brustwirbel, so daß der Wirbelkanal dort am tiefsten, hier am flachsten ist. Er endet etwas zugespitzt, nachdem er die Seitenfläche des Rückenmarks durchschnittlich zu etwas mehr als der Hälfte umwachsen hat. Von der Umbiegungsstelle aus dem lateralen in den dorsalen Verlauf an zeigt die Bogenanlage eine beträchtliche Verbreiterung in cranio-caudaler Richtung, die bis fast zur Spitze andauert. Im Bereich dieser verdickten Partie erscheinen die aufeinander folgenden Bogen nur durch dünne Vorknorpelschichten voneinander geschieden, welche die Überreste der vorknorpeligen Kontinuität darstellen, die am vorausgegangenen Thorax in dieser Zone beobachtbar war. In der cranio-caudalen Verbreiterung des Bogens tritt uns die erste Anlage der Gelenkfortsätze entgegen. Von andern Fortsätzen des Wirbelbogens ist nur der Proc. transversus erkennbar. Er tritt als wenige Millimeter langer Höcker in die Erscheinung, der der Außenfläche des Bogens ebenfalls an der Umbiegungsstelle aufsitzt und lateralwärts gerichtet ist. Er findet sich in wechselnder Deutlichkeit an den zehn proximalen Brustwirbeln ausgebildet, geht aber den zwei letzten vollständig ab. Immer trägt er an der ventralen Fläche eine abgeflachte Stelle zur Verbindung mit der entsprechenden Rippe.

Die zehn proximalen Rippen stehen in doppelter Verbindung mit der Wirbelsäule. Ihre vertebralen Enden sind intervertebral eingelenkt; die Intervertebralscheibe bildet mit den anstoßenden Rändern der benachbarten Wirbel die »Gelenkfläche« für die Aufnahme jener. In distaler Richtung findet eine Verschiebung der costo-vertebralen Verbindung in doppeltem Sinne statt; einmal verlagert sie sich, wie bereits hervorgehoben wurde, allmählich von der ventro-lateralen Kante des Wirbelkörpers auf dessen Seitenfläche und schließlich auf die Bogenwurzel, welcher Zustand an der 11. und 12. Rippe erreicht ist. Anderseits erfährt sie im Bereich der zwei caudalsten Rippen eine distale Verschiebung aus der Intervertebralregion auf den nächst caudalen Wirbel. So gewinnt die 11. Rippe die Verbindung mit

Digitized by Google

der Wirbelsäule an der Seitenfläche des 11. Brustwirbels in der Nähe seines oberen Randes, und für die 12. Rippe ist dieselbe vollends auf die halbe Höhe des zugehörigen Wirbels herabgerutscht. Zu einer innigen Verbindung zwischen Rippe und Querfortsatz kommt es nur an den neun ersten Rippen; für die 10. besteht nur ein lockerer Zusammenhang; 11. und 12. entbehren auch des letzteren, da weder an ihnen ein Tuberculum noch an den entsprechenden Wirbeln ein Querfortsatz angelegt ist. Histologisch verhalten sich costo-transversale und eigentliche costo-vertebrale Verbindung völlig übereinstimmend; beide bestehen darin, daß sich die beteiligten Skeletteile mit abgeflachten Partien aneinander legen, worauf der schmale Zwischenraum zwischen ihnen durch eine entsprechend dünne Schicht vorknorpeligen Bindegewebes ausgefüllt wird. Das letztere stellt gemeinsam mit den ähnlichen zwischen den Gelenkfortsatzanlagen vorgefundenen Schichten den auf vorknorpeliger Stufe stehen gebliebenen Rest der ersten Thoraxanlage dar, aus welcher sich durch Verknorpelung Wirbel und Rippen herausdifferenziert haben.

Mit Rücksicht auf die Vergleichung mit späteren Entwicklungsstadien ist es von Interesse, die Richtung festzustellen, in welcher die Rippen die Wirbelsäule verlassen. Dieselbe muß für die mit doppelter Wirbelsäulenverbindung ausgestatteten Rippen für jede derselben getrennt betrachtet werden, da sie sich je nachdem verschieden verhält. In der Körperverbindung geht die Rippe in rein lateraler Richtung von der Wirbelsäule ab und behält dieselbe durchwegs bis zum Tuberculum bei, so daß das dem Collum costae entsprechende Rippenstück vollkommen transversal eingestellt ist (vgl. Fig. 6). Von der Costo-transversalverbindung an wenden sich die Rippen mit Ausnahme der 6.—9., welche eine kurze Strecke weit noch in dem lateralen Verlauf verharren, mehr oder weniger stark ventralwärts, so zwar, daß die ventrale Abweichung von der 6. zur 1. stetig zunimmt. Die zwei letzten Rippen, die ohne transversale Verbindung sind, nehmen gleich von Anfang an ventral geneigten Verlauf. Jedenfalls wird von keiner Rippe die laterale Richtung dorsalwärts überschritten, und es kommt infolgedessen nirgends zu einer dorsalen Ausbuchtung der Brusthöhle seitlich von der Wirbelsäule im Sinne eines Sulcus pulmonalis. Darin spricht sich, wie wir später sehen werden, ein primitives Verhalten aus.

Die Verbindung zwischen den aufeinander folgenden Wirbelkörpern vermittelt die nicht knorpelige Intervertebralscheibe. In derselben sind durch die histologische Beschaffenheit der centrale und

Digitized by Google

periphere Teil voneinander verschieden. Das den ersteren aufbauende Gewebe nähert sich durch die deutliche Färbbarkeit mit Jodgrün dem Knorpelgewebe, unterscheidet sich aber vom Knorpel des Wirbelkörpers durch das Fehlen von Knorpelkapseln und die Gestalt seiner Zellen, welche nicht rundlich sondern größtenteils spindelförmig oder verästelt sind, so daß das Gewebe eine netzartige Struktur erhält. In den Knorpel der benachbarten Wirbelkörper geht der centrale Bezirk der Intervertebralscheibe ebenso allmählich wie in die periphere Zone der letzteren über. Diese zeigt mehr faserigen Bau, indem ihre langgestreckten Zellen zu Zügen aneinander gereiht sind, welche die einander zugekehrten Wirbelkörperflächen verbinden. Den peripheren Abschluß gewinnt die Zwischenwirbelscheibe in einer Perichondrium-ähnlichen Randzone.

Der Beschreibung des Thorax schließe ich einige Angaben über die mit modellierten angrenzenden Abschnitte der Wirbelsäule an, welch letztere interessante Übereinstimmungen mit der Brustwirbelsäule darbieten.

Der 7. Halswirbel entspricht in der Form durchaus dem 1. Brustwirbel und verbindet sich wie dieser jederseits mit einer freien Rippe. Dieselbe ist ein kurzes, in cranio-caudaler Richtung abgeplattetes Knorpelstück, das den Querfortsatz des Wirbels nur um etwa 3 mm lateralwärts überragt, in Dicke, Form und Lage jedoch vollständig dem entsprechenden Teil einer Brustrippe gleichkommt. Ihre Dimensionen betragen: Länge beiderseits 2,4 cm; dorsoventraler Durchmesser rechts 1,5 cm, links 1,2 cm; cranio-caudaler Durchmesser rechts 0,7 cm, links 1 cm. Wie die Brustrippe steht sie durch vorknorpeliges Bindegewebe einerseits mit dem oberen Rand des zugehörigen Wirbelkörpers und der zwischen ihm und dem proximal folgenden gelegenen Intervertebralscheibe, anderseits mit dem Querfortsatz in Verbindung. Die einander zugekehrten Stellen von Rippe und Wirbel sind in gleicher Weise abgeplattet, wie für die Brustregion beschrieben wurde. Die Halsrippe bildet die ventrale Begrenzung eines einfachen Foramen costo-transversarium, neben welchem ein abgeschlossenes Foramen transversarium nicht vorhanden ist. Die Rippe entspricht somit der ventralen Querfortsatzspange der übrigen Halswirbel, von der sie sich nur durch die bedeutend umfangreichere Entwicklung unterscheidet.

Der 6. Halswirbel bietet auf der linken Seite ähnliche Verhältnisse dar. Die ventrale Spange des Querfortsatzes erscheint auch hier in selbständiger Anlage, aber in Form eines dünnen Knorpel-

Digitized by Google

stäbchens, das in bezug auf die seitliche Ausdehnung hinter der dorsalen Querfortsatzwurzel zurückgeblieben ist und überhaupt bei weitem nicht die Dimensionen der 7. Halsrippe erreicht hat, vielmehr mit den entsprechenden Teilen proximaler Halswirbel übereinstimmt. Es mißt in transversaler Richtung 1,2 cm, in dorso-ventraler 0,6 cm und in cranio-caudaler 0,3 cm. Mit dem medialen, etwas zugespitzten Ende steht es vermittels des bekannten Vorknorpelgewebes mit der gegenüberliegenden, in einen kurzen Fortsatz ausgezogenen, zum mindesten nicht abgeplatteten Stelle der seitlichen Wirbelkörperfläche in Zusammenhang. Das laterale Ende ist dem ventro-lateralen Rand der dorsalen Querfortsatzspange zugewendet; auch hier fehlt jede Abplattung der einander zugekehrten, durch Vorknorpel verbundenen Knorpelflächen. Man gewinnt bei genauer Betrachtung eher den Eindruck, daß im Laufe der weiteren Entwicklung in nächster Zeit die Verschmelzung der selbständigen ventralen Spange mit der dorsalen und dem Wirbelkörper erfolgen würde. Dadurch stellt sich dieser Befund in Gegensatz zu demjenigen am 7. Halswirbel, wo, wie mir scheint, alles darauf hinweist, daß die Selbständigkeit des Rippenrudimentes keinen vorübergehenden sondern einen dauernden Zustand darstellt. Auf der rechten Seite des 6. Halswirbels findet sich ein Querfortsatz mit allseitig abgeschlossenem Foramen transversarium entwickelt, wie er für den entwickelten Halswirbel charakteristisch ist. Doch lassen sich die Stellen der ursprünglichen Trennung noch deutlich an dem Aufbau aus kleineren Elementen und dem Fehlen der Verkalkung erkennen, welch letztere sowohl im Wirbelkörper als auch im Centrum der ventralen Querfortsatzspange bereits begonnen hat. Der 5. Halswirbel trägt beiderseits einen durchbohrten Querfortsatz.

Wie in der Cervicalregion, so sind auch jenseits der distalen Thoraxgrenze selbständige Rippenrudimente angelegt, und zwar begegnen wir solchen an sämtlichen Lumbalwirbeln. Sie liegen der ventralen Fläche der Wirbelbogenwurzel gegenüber, also an der Stelle, die in der Brustregion das vertebrale Rippenende einnimmt. Sie sind von rundlicher Gestalt, und nehmen vom 1.—3. Lendenwirbel in allen Durchmessern an Ausdehnung zu. Ihre maximale Größe beträgt im Gebiet des 3. Lumbalwirbels 9—10 mm im transversalen, 7—8 mm im cranio-caudalen und 7 mm im dorso-ventralen Durchmesser. Die Längsachse ist der letzten Brustrippe parallel gerichtet und verläuft somit von proximal medial dorsal distal-, lateral- und ventralwärts. Während sie an den proximalen Lumbalwirbeln

Digitized by Google

der Bogenwurzel innig angelagert sind, entfernen sie sich in distaler Richtung langsam von ihr, um sich in gleichem Maße dem Wirbelkörper zu nähern und mit ihm in engere Beziehung zu treten. Gleichzeitig stehen die distalen Lumbalrippen in histologischer Beziehung auf einer höheren Entwicklungsstufe als die proximalen, indem in ihnen das Vorknorpelgewebe, aus dem sich diese noch ganz aufbauen, durch hyalinen Knorpel ersetzt ist. Derselbe tritt zum erstenmal in der 3. Lumbalrippe auf, in welcher er das Centrum bildet; in der 5. dehnt er sich bereits bis an die Oberfläche aus. Eine sehr schmale Vorknorpelschicht, die selbst schon in der Umwandlung in hyalines Knorpelgewebe begriffen ist, trennt die 5. Lendenrippe von der Seitenfläche des zugehörigen Wirbels. Die Verbindung mit dem Wirbelbogen wird durch eine breitere Vorknorpelmasse vermittelt. Das dem 5. Lumbalwirbel entsprechende Rippenrudiment ist im Begriff, mit dem Körper desselben zu verschmelzen. An allen proximaleren ist die Verbindung mit der Wirbelsäule vorknorpeliger Natur.

Embryo 3 (277 J 3).

Scheitelsteißlänge 15 mm. Fixation mit 5%iger Sublimatlösung. Färbung mit Boraxkarmin und Jodgrün. Vergrößerung der Rekonstruktion 25.

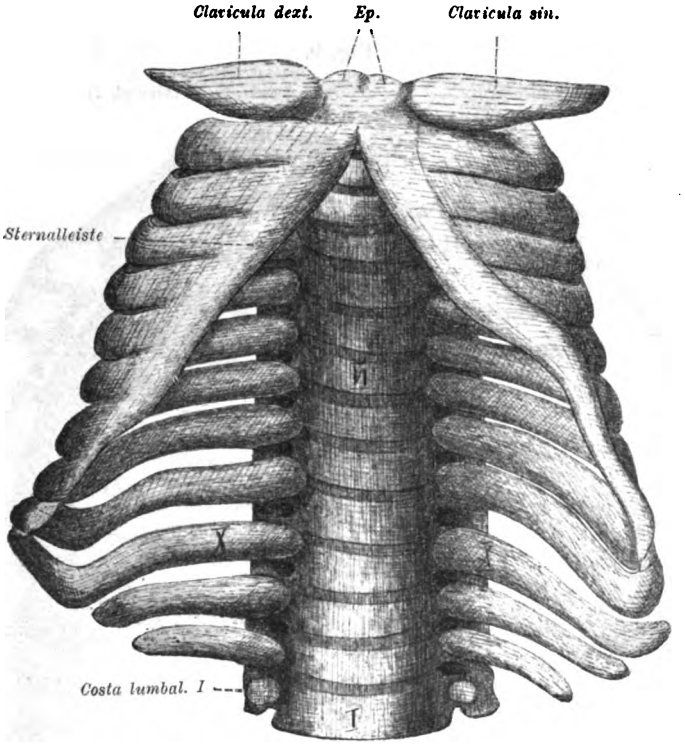
Der Thorax dieses Embryo ist in toto erheblich kleiner als der vorausgegangene, trotzdem er gegenüber diesem ein älteres Entwicklungsstadium darstellt. Er mißt im Modell an der Wirbelsäule eine Höhe von nur 11 cm. Mit Rücksicht auf die Fortschritte der Verknorpelung stimmt er annähernd mit Embryo 2 überein. In der äußeren Form (Fig. 8) bietet er dagegen ein wesentlich andres Bild dar. Symmetrisch und seitlich stark abgeplattet wie bei jenem, verjüngt er sich nämlich gleichmäßig in dorso-ventraler Richtung und spitzt sich ventralwärts kielförmig zu. Die Kielform ist cranial am stärksten ausgeprägt, in welchem Bezirk durch die bereits weitgehende Annäherung der Sternalleisten aneinander eine schmale ventrale Thoraxwand zustande gekommen ist. Distal läßt die große Divergenz der Sternalleisten nur eine unbedeutendere und stetig abnehmende ventrale Verjüngung zu; die seitlichen Thoraxwände verlaufen hier schließlich einander parallel.

Sehr deutlich spricht sich die Kielform in der Gestalt der Apertura superior aus (vgl. Fig. 10), die auch hier ventral durch episternales Gewebe begrenzt und daher eine primitive ist. Ihre Form

Digitized by Google

ist diejenige eines Dreiecks mit dorsalwärts gerichteter Basis und ventral gelegener Spitze. Denkt man sich dessen Ecken etwas abgerundet, und die Basis in der Mitte etwas vorgewölbt, wie es in Wirklichkeit durch den Körper des ersten Brustwirbels geschieht,

Fig. 8.



Aus einer Querschnittserie rekonstruiertes Modell des Thorax eines menschlichen Embryo von 15 mm S.-S.-Länge. Ansicht von vorn. Vergr. 16.

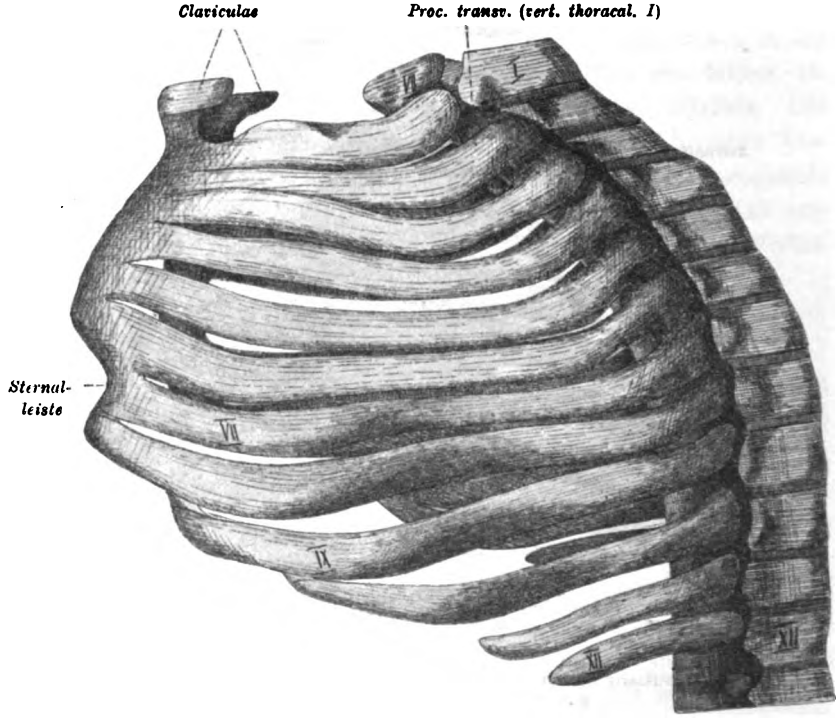
so erhält man ziemlich genau die Konturen, wie sie die obere Apertur tatsächlich aufweist. Den größten Querdurchmesser besitzt sie demnach in der Nähe der dorsalen Begrenzung. Derselbe übertrifft den sagittalen an Länge.

Die seitliche Thoraxwand zeichnet sich durch die erhebliche Vereinfachung ihrer Wölbungsverhältnisse gegenüber derjenigen des Embryo 2 aus (Fig. 9). Die an diesem vorgefundene Einziehung ist von der cranialen Hälfte der Seitenwand vollständig verschwunden und an ihre Stelle ein einfacher, gestreckter, ventral und medial gerichteter Verlauf der letzteren getreten, wobei die ventrale Richtung

Digitized by Google

distalwärts immer mehr das Übergewicht über die mediale gewinnt. Anders verhält sich die distale Seitenwandhälfte. Sie läßt deutlich die Überreste jenes primitiven Zustandes darin erkennen, daß eine Reihe von Rippen (7.—9. rechts, 7.—10. links) den von dort her bekannten medianwärts konvexen Verlauf nimmt. Die dadurch zustande kommende Furche an der Außenseite des Brustkorbes zieht

Fig. 9.



= Fig. 5 Ansicht von der Seite. Vergr. 16.

wie dort von proximal ventral distal- und dorsalwärts, erscheint jedoch bedeutend flacher.

Der Thorax erweitert sich in distaler Richtung bedeutend im sagittalen, in geringerem Grade im transversalen Durchmesser. Die maximale Weite besitzt er in beiden Richtungen am distalen Ende. Dem Gesagten entsprechend verhält sich der Thoraxindex in den verschiedenen Höhen. Er ist größer als 1 im Bereich der 1. Rippe (Fig. 10), verkleinert sich aber distalwärts rasch, so daß er schon in der Höhe der 4. Rippe Bruchgröße erreicht. Die Reduktion dauert

Digitized by Google

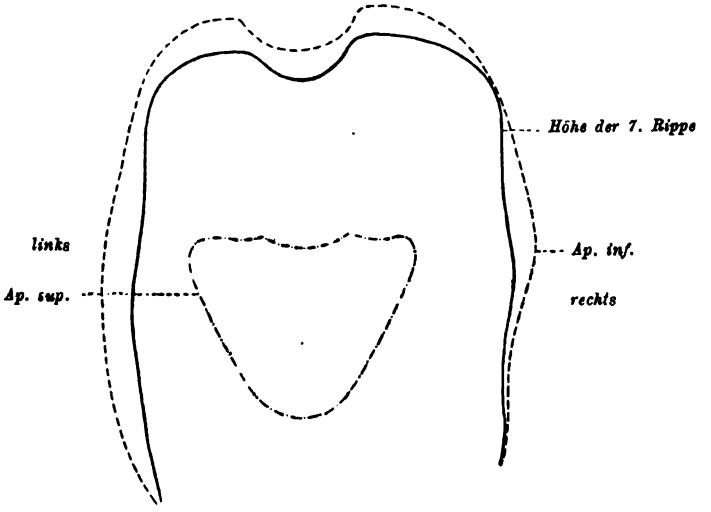
in vermindertem Maße bis zum distalen Thoraxende an. Folgendes sind die genauen Werte:

Höhe	Maximaler transversaler Durchmesser cm	Sagittaler Durchmesser cm	Index
Apert. sup.	5,0	3,8	1,3
4. Rippe	7,4	7,8	0,95
7. Rippe	8,3	9,0	0,92
Apert. inf.	10,0	—	—

Das Verhältnis der Längen der Thoraxwände gestaltet sich wie folgt:

Ventrale:		Laterale:		Dorsale Thoraxwand:
= 6,8	:	10,3	:	11,3
= 1,0	:	1,4	:	1,66

Fig. 10.



Konturen des Cavum thoracis von Embryo 3 in verschiedenen Höhen. Vergr. 15.

Eine ventrale Thoraxwand ist als ventraler Abschluß des Cavum thoracis nur im proximalsten Teil angelegt und wird hier von dem Episternalgewebe und den proximalen Sternalleistenenden gebildet. Distal findet sich lediglich ihre erste Anlage in Form der noch überall getrennten Sternalleisten vor. Nirgends beteiligen sich Rippen an ihrer Bildung; dieselben gehören in ganzer Ausdehnung der Seiten- und Dorsalwand an.

Digitized by Google

Die Sternalanlage wird repräsentiert durch die paarigen Sternalleisten. Sie verlaufen, noch immer in ganzer Länge unverschmolzen, in starker distaler Divergenz. Während sie sich proximal gegenseitig bis auf einen Abstand von 2 mm genähert haben, beträgt die Entfernung zwischen den distalen Enden 7,5 cm; sie bilden beinahe einen rechten Winkel miteinander. Aus der Frontalebene weichen sie distalwärts nur unbedeutend in ventraler Richtung ab; trotzdem ist der horizontale Abstand ihrer caudalen Enden von der Wirbelsäule mehr als doppelt so groß wie die entsprechende Entfernung der cranialen, ein Verhalten, das durch die starke

Fig. 11.

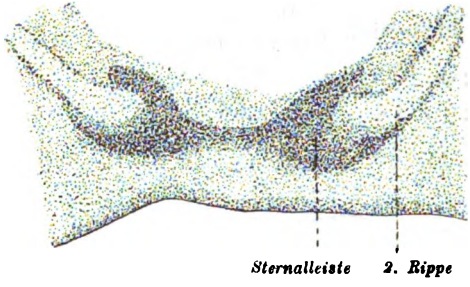


Fig. 11 und 12.
Querschnitte durch die Sternalanlage von Embryo 3 in der Höhe der 2. und 5. Sterno-Costalverbindung. Vergr. 40.

Fig. 12.

ventrale Neigung bedingt ist, welche die Brustwirbelsäule in ihrer proximalen Hälfte zu erkennen gibt.

Die rechte Sternalleiste zieht geradlinig distal-lateral- und ventralwärts; die linke zeigt nur bis zur 4. Rippeninsertion ähnlichen Verlauf und beschreibt dann im Bereich der 5.—7. Rippe einen flachen Bogen mit lateral- und dorsalwärts gerichteter Konvexität.

Mit Rücksicht auf die Form der Sternalleisten schließt sich dieser Thorax vollständig dem vorher beschriebenen an. Die Rinnenform ist noch deutlicher als dort ausgeprägt (vgl. Fig. 11) und namentlich auch in den intercostalen Bezirken strenger beibehalten. Auch

Digitized by Google

der histologische Aufbau stimmt mit dem früheren Befund überein. Durch noch dichtere Aneinanderlagerung und intensivere Rottärbung der Vorknorpelzellen hat sich der Unterschied gegenüber dem umgebenden Bindegewebe noch verschärft.

Als neue Erscheinung tritt zu den bekannten Verhältnissen eine mediane, plattenförmige Fortsetzung der Sternalleiste hinzu (Fig. 11 und 12). Sie ist am deutlichsten im cranialen Teil der letzteren ausgebildet, geht von deren medialer Fläche mit schmaler Basis in medio-ventraler Richtung ab und verdünnt sich gleichmäßig gegen die Medianlinie zu. Im Gebiet der 1. Rippe führt die weitgehende gegenseitige Annäherung der Sternalleisten zur medianen Verschmelzung der Fortsätze. Es entsteht dadurch zwischen jenen eine flach ventralwärts gewölbte Verbindungsbrücke. Distalwärts divergieren die medialen Kanten der Fortsätze in gleicher Weise wie die Sternalleisten; die Fortsätze selbst werden undeutlicher, sind jedoch in Resten, nur noch aus wenigen Zellreihen zusammengesetzt, bis nahe an das caudale Ende der Sternalleiste erkennbar. Dabei ändern sie allmählich auch etwas ihre Lage, indem sie in Anpassung an die Seitenfläche der ventral teilweise aus dem Thorax heraushängenden Leber aus dem medio-ventralen in einen reiner ventralen Verlauf übergehen. In geweblicher Hinsicht bilden sie am Ursprung aus der Sternalleiste deren direkte Fortsetzung, so daß eine genaue Abgrenzung gegenüber ihr nicht möglich ist. Medianwärts macht sich eine zunehmende Entdifferenzierung geltend, welche das Gewebe der Fortsätze den vorknorpeligen Charakter verlieren und dem umgebenden Bindegewebe immer ähnlicher werden läßt, in welches es schließlich ohne scharfe Grenze übergeht. Die Rekonstruktion der Fortsätze wurde wegen der Unmöglichkeit der genauen Abgrenzung gegen die Umgebung unterlassen.

Die Länge der Sternalleisten beläuft sich beiderseits auf 7 cm.

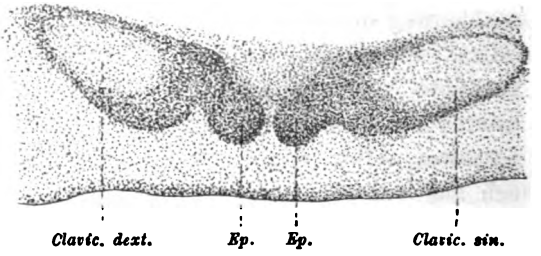
Beide Sternalleisten gehen mit der konkaven Fläche Verbindungen mit den ventralen Enden der sieben proximalen Rippen ein und enden distal mit der Insertion der letzten derselben. Die Zwischenräume zwischen den aufeinander folgenden Sterno-costalverbindungen sind durchweg sehr eng; zwischen den distalen Insertionen hat wieder Berührung statt. Die meisten Rippen verlassen die Sternalleiste in latero-dorsaler Richtung, so zwar, daß distalwärts die dorsale Komponente mehr und mehr die vorherrschende wird, was mit dem Verlauf der Sternalleisten im Einklang steht. Die zwei letzten sternalen Rippen schlagen annähernd rein dorsale Richtung ein.

Digitized by Google

Bezüglich der Histologie der Sterno-costalverbindungen besteht mit Embryo 2 völlig übereinstimmendes Verhalten.

Episternalgebilde. Den cranialen Enden der Sternalleisten sitzt eine ähnliche Bildung auf, wie sie für den vorausgegangenen Thorax unter dieser Bezeichnung beschrieben wurde. Mit den Seitenteilen ist sie hier wie dort zwischen Clavicula und Sternalleiste eingeschoben. Sie bildet eine mediane, transversal gestellte und ventralwärts flach gewölbte Vorknorpelplatte, welche am proximalen, flach

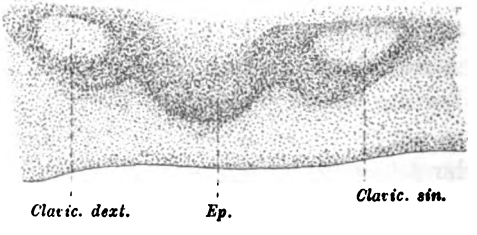
Fig. 13.



Horizontalschnitt durch den proximalen Teil der Episternalgebilde. Vergr. 40.

konvexen Rande einen medianen Einschnitt trägt, sowohl in die Claviculaenden als auch in die Sternalleisten und ihre medialen Fortsetzungen direkt übergeht und eine Höhe von 8 mm, eine Dicke von 3 mm erreicht. In den Querschnitten gibt sie folgende Bilder: proximal (Fig. 13) tritt sie in der Form paariger, durch eine dünne Schicht gewöhnlichen embryonalen Bindegewebes in der Medianlinie getrennter, rundlicher Vorknorpelstückchen von 4 mm Durchmesser in die Erscheinung, die durch einen ebenfalls vorknorpeligen Gewebszug mit der dorso-medialen Kante des Schlüsselbeinendes jederseits in Zusammenhang stehen. Distalwärts vereinigen sich diese paarigen Anlagen bald in der Mittellinie zu der beschriebenen einheitlichen Platte (Fig. 14). Diese geht unter allmählicher Auflockerung in die Sternalleisten bzw. ihre Fortsetzung über, während im übrigen das ganze Gebilde durch seinen typischen Vorknorpel-

Fig. 14.



Horizontalschnitt durch den distalen Teil der Episternalgebilde. Vergr. 40.

Digitized by Google

charakter eine schärfere Abgrenzung gegenüber dem Bindegewebe der Umgebung erhält, als an Embryo 2 der Fall war.

Von der Anlage eines Proc. ensiformis ist nichts zu entdecken.

Laterale Wand des Brustkorbes. Verlauf und Wölbung derselben wurden bereits früher charakterisiert. Ihre Begrenzung ergibt sich proximal horizontal, dorsal entsprechend der starken Krümmung der Wirbelsäule, welcher sie ungefähr parallel verläuft, erheblich dorsalwärts gewölbt. Den Verlauf der ventralen Grenze haben wir in demjenigen der Sternalleiste bereits kennen gelernt. Sie geht unter stumpfwinkliger Abknickung in die distale Grenze über, welche fast geradlinig vertebral- und caudalwärts zur Spitze der 12. Rippe zieht. Die Höhe der Seitenwand nimmt von der Sternalleiste bis zum Übergang in die Dorsalwand um etwa die Hälfte zu; die Breite vergrößert sich von der 1. zur 7. Rippe auf ungefähr das Doppelte.

Die Rippen, beiderseits zu 12 in der Thoracalregion angelegt, sind durch fast genau horizontalen Verlauf ausgezeichnet. Unbedeutende Abweichungen von dieser Richtung bieten die proximalen 5—6 Rippen in den vertebralen Abschnitten dar, indem sie von der Verbindung mit dem Proc. transversus des zugehörigen Wirbels eine kurze Strecke weit absteigend verlaufen, um dann erst allmählich in das horizontale Hauptstück überzugehen. Außerdem wird der horizontale Verlauf an den distalen Rippen durch das Auftreten der von früher bekannten Gliederung in dorsalen und ventralen Schenkel unterbrochen, welche an diesem Thorax an der 5. bis 10. Rippe beobachtbar ist. Es besitzen jedoch die von diesen Rippen beschriebenen caudalwärts konvexen Bogen nur geringe Wölbung. Für das Verhalten des Bogenscheitels gilt dasselbe, was für den Thorax des Embryo 2 ausgeführt wurde; ebenso stimmt mit jenem der Verlauf der zwei letzten Rippen durchaus überein. Auch die Rippenform bietet nichts wesentlich Neues dar. Die cranio-caudale Abplattung der vertebralen Abschnitte ist sehr ausgeprägt; an den meisten Rippen ist die spindelförmige Anschwellung an der Umbiegungsstelle des absteigenden in den aufsteigenden Rippenschenkel wieder erkennbar. Ein Tuberculum findet sich an den zehn ersten Rippen als meist deutliche, wenn auch flache Erhebung angelegt, fehlt vollständig der 11. und 12. Kein vertebrales Rippenende trägt eine deutliche capitulare Anschwellung.

Digitized by Google

Die Länge der Rippen steigt von der 1.—6. gleichmäßig bis fast auf den doppelten Wert an, bleibt für die 6.—8. annähernd konstant, worauf, an der 9. beginnend, eine gleichmäßige, rasch von Rippe zu Rippe fortschreitende Reduktion Platz greift.

Die Intercostalräume sind im allgemeinen sehr eng. Eine Erweiterung erfahren sie konstant in der Zone des Überganges der Rippenschenkel ineinander, deshalb, weil die caudalwärts gerichtete Wölbung an jeder distalen Rippe etwas stärker ausgesprochen ist als an der proximal vorausgegangenen. Im Bereich der asternalen Rippen sind sie durchschnittlich etwas weiter als zwischen den sternalen.

Intercostalverbindungen außerhalb der Sternalanlage finden sich, wie bei Embryo 2, nur distal von der letzten sternalen Rippe vor, jedoch auf eine größere Anzahl Rippen als bei jenem ausgedehnt; denn außer der 8. und 9. setzt sich auf der rechten Seite auch die 10. in dieser Weise mit der proximalen Nachbarin in Zusammenhang (vgl. Fig. 8). Die Verbindung hat auch hier immer zwischen dem ventralen Ende der distalen, und dem distalen Rande der proximalen Rippe statt, wobei das erstere dem letzteren dank des aufsteigenden Verlaufs des ventralen Rippenschenkels bis auf kleine Entfernung genähert ist. Die 10. rechte Rippe verbindet sich abweichend vom gewöhnlichen Verhalten nicht mit dem distalen, sondern mehr mit dem lateralen Rande der gleichseitigen 9. Der Zusammenhang zwischen den Rippen wird überall durch eine meist schmale Schicht vorknorpelähnlichen Gewebes hergestellt, welche ohne deutliche Grenze in das Gewebe der Rippen übergeht, von dem gewöhnlichen embryonalen Körperbindegewebe sich durch den Reichtum an Zellen und die intensive Färbung derselben scharf abhebt. An mehreren Stellen erscheint diese Verbindungsbrücke nicht an die eigentliche Spitze der distalen Rippe, sondern an den an diese anstoßenden Bezirk der cranialen Rippenfläche angeschlossen. Die 8. Rippe überragt mit ihrer Spitze sogar um 2—3 mm in medialer Richtung die Verbindung mit der 7.

Während auf der rechten Seite in der geschilderten Weise die 7.—10. Rippe untereinander verbunden sind, ist ein entsprechendes Verhalten auf der linken Seite nur für 7. und 8. Rippe zu beobachten. Die Verbindung zwischen 9. und 8. hat im ganzen eher den Charakter einer sehr innigen Anlagerung als einer geweblichen Kontinuität; denn mit Ausnahme einer ganz beschränkten Stelle sind die beiden Rippen dank der tangentialen Anordnung ihrer peri-

Digitized by Google

phersten Zellenreihen überall voneinander abtrennbar. Die 10. linke Rippe vollends endet ventral vollkommen frei und ist überall durch gewöhnliches Bindegewebe von ihrer proximalen Nachbarin getrennt. Dasselbe gilt für die zwei letzten Rippen beider Seiten, welche durch den Verlust des ventralen Schenkels die Möglichkeit der Verbindung mit proximalen Rippen eingebüßt haben.

Die Abstände zwischen den Spitzen der aufeinanderfolgenden Rippen nehmen im allgemeinen distalwärts an Größe zu, ohne daß jedoch in dieser Beziehung eine strenge Gesetzmäßigkeit herrschte. Auffälligerweise dehnt sich die 8. Rippe gleich weit ventralwärts wie die 7. aus; ihre Spitze kommt dadurch direkt in die Verlängerung der Sternalleiste zu liegen.

Die dorsale Thoraxwand ist stark gekrümmt. In der distalen Hälfte vertikal gerichtet geht sie in der Höhe des 7. Brustwirbels ziemlich plötzlich in eine starke ventrale Neigung über, die bis zum proximalen Rande andauert und die Ursache für die proximale Convergenz von Wirbelsäule und Sternalleisten darstellt. Dieselbe ist so beträchtlich, daß die von der Ventralfläche des 1. Brustwirbels gefällte Senkrechte den horizontalen Abstand zwischen distalem Ende der Sternalleiste und Wirbelsäule ungefähr halbieren würde.

Die Wirbelsäule zeigt keine seitlichen Krümmungen. Der Vertebralkanal ist dorsal weit offen. Die einzelnen Wirbel unterscheiden sich mit Rücksicht auf die Form von denjenigen des Embryo 2 nur durch etwas deutlichere Ausbildung der Querfortsätze und außerdem dadurch, daß im Bereich einzelner Brustwirbel das dorsale Ende jeder Neuralbogenhälfte an der caudalen Ecke einen ganz kurzen, stumpfen, lateral- und caudalwärts gerichteten, zum Teil knorpeligen, zum Teil vorknorpeligen Fortsatz trägt. Derselbe ist in Analogie mit älteren Entwicklungsstadien als die Anlage je einer Dornfortsatzhälfte anzusprechen. Hinsichtlich der Intervertebral- und Costovertebralverbindungen zeigt dieser Thorax ebenfalls mit Embryo 2 übereinstimmende Zustände. Der Abgang der Rippen von der Wirbelsäule erfolgt auch hier, von der Costo-transversalverbindung an gerechnet, in latero-ventraler Richtung, wobei die ventrale Abweichung distalwärts gleichmäßig abnimmt. Das vertebral von jener Verbindung gelegene Rippenstück hat durchwegs transversale Stellung inne. Die dorsalste Stelle im Rippenverlauf ist somit diejenige, mit welcher der Querfortsatz des Wirbels in Verbindung tritt. Die Wirbelsäule überragt den costalen Anteil der Dorsalwand dorsalwärts um die ganze Länge der Neuralbogen.

Digitized by Google

An der Halswirbelsäule fehlen vollständige Rippenanlagen. Die geringere Größe der Zellen und die mangelnde Verkalkung markieren am 7. Halswirbel noch deutlich die Stellen, wo die nachträgliche Verschmelzung zwischen der ventralen Querfortsatzspange einerseits, dem Wirbelkörper und der dorsalen Querfortsatzspange anderseits erfolgte.

Dagegen treffen wir an allen Lumbalwirbeln die bei Embryo 2 geschilderten Rippenrudimente wieder an. In Gestalt, Größe und Lage mit jenen übereinstimmend geben sie darin ihre fortgeschrittene Entwicklung kund, daß sie sämtlich mindestens centrale Verknorpelung aufweisen. Im Bereich des 3.—5. Lumbalwirbels ist das ganze Rippenrudiment verknorpelt. Am 5. ist es außerdem mit dem Wirbelkörper in knorpeligem Zusammenhang. Doch sind auch hier die Spuren der ursprünglichen Trennung noch in der Kleinheit der Zellen nachweisbar.

Embryo 4.

Scheitelsteißlänge 23 mm. Fixation in 4%igem Formalin. Färbung mit Hämatoxylin-Eosin. Vergrößerung der Rekonstruktion 25. Höhe des Thoraxmodelles 15,5 cm.

Äußere Thoraxform.

Bei der Betrachtung dieses Thorax fällt eine deutliche Asymmetrie auf. Sie besteht zum Teil darin, daß die rechte Thoraxhälfte im ganzen voluminöser ist als die linke; in der Hauptsache beruht sie jedoch auf einer auffallenden Abflachung, welche die rechte Thoraxwand im vertebralen Abschnitt aufweist und welche den Brustkorb in der Richtung von dorsal rechts nach ventral links zusammengedrückt erscheinen läßt. Im Gegensatz zur linken fehlt auf der rechten Seite jede Absetzung der dorsalen gegen die laterale Thoraxwand in Form von Rippenwinkeln. Die Rippen nehmen hier gleich von der Costo-transversalverbindung an gestreckten ventro-lateralwärts gerichteten Verlauf und behalten denselben entweder bis zur Sternalleiste bei oder geben ihn wenigstens erst kurz vor Erreichung derselben auf. Die rechte Thoraxwand gewinnt durch diese Streckung eine bedeutendere ventrale Ausdehnung als die linke. Die Asymmetrie gibt sich auch darin zu erkennen, daß die den sagittalen Thoraxdurchmesser darstellende Gerade nicht senkrecht auf der Ventralfläche der Wirbelsäule steht, sondern mit dem ventralen Ende nach der rechten Seite

Digitized by Google

abweicht. Auf der linken Seite, wo als normal zu schätzende Verhältnisse vorliegen, ist die Seitenwand durch die Verlaufsrichtung überall deutlich gegen die Dorsalwand abgesetzt, in den proximalen Partien ziemlich genau dorso-ventral eingestellt, leicht lateralwärts gewölbt, in den distalen allmählich in ventro-lateralen Verlauf übergehend, um dann ventral mit der Sternalleiste abzuschließen. Durch vollkommene Flachheit ist derjenige Teil der distalen Seitenwandhälfte ausgezeichnet, welcher der bei Embryo 3 vom Überrest der primitiven seitlichen Einziehung eingenommenen Gegend entspricht. In seinem Bereich bilden einzelne Rippen, nämlich die 8. und 9. rechte und die 6. und 7. linke, gerade noch erkennbare medial konvexe Bogen; doch kommt es nicht mehr zu einer deutlichen, äußerlich sichtbaren Furchenbildung. Die dorsale Thoraxwand ist in cranio-caudaler Richtung wenig gekrümmt, zeigt in dieser Beziehung mit Embryo 2 übereinstimmendes Verhalten. Die ventrale fehlt noch zum größten Teil.

Was nun die geschilderte Asymmetrie der Gesamtform des Thorax und die Entscheidung, ob dieselbe einen normalen Zustand oder ein Kunstprodukt darstellt, anbetrifft, so ist zu unterscheiden zwischen der einfach voluminöseren Entwicklung der rechten Hälfte und den Wölbungsverschiedenheiten beider Seiten. Die erstere kann nicht ohne weiteres als Artefact gedeutet werden, da sie aus den normalen Größen- und Lagerungsverhältnissen der im Brustkorb eingeschlossenen Organe wohl verständlich ist und dementsprechend auch an andern Embryonen konstatiert wurde. So führt z. B. Hagen diese Asymmetrie, die er am Thorax eines 17 mm langen Embryo vorfand, auf die Rechtslage der mächtigen fötalen Leber zurück und sieht in ihr ein durchaus normales Verhalten. Dagegen ist die Abflachung der rechten Thoraxwand mit Wahrscheinlichkeit als Kunstprodukt zu betrachten, wofür namentlich auch der Umstand spricht, daß die rechte Seite dieses Embryo eine Verletzung trug, die an einer Stelle auch die seitliche Thoraxwand in Mitleidenschaft zog.

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Formen ist dieser Thorax nicht seitlich, sondern dorso-ventral abgeplattet. Diese Abplattung ist namentlich in seinem cranialen Abschnitt bemerkenswert und hier jedenfalls zum Teil bedingt durch die aus der Zeichnung des Embryo ersichtliche, auffallend starke Krümmung des letzteren, durch welche das Kinn gegen die obere Brustpartie gedrängt wurde. Immerhin dürfte dieser Druckwirkung nur die Bedeutung eines die

Digitized by Google

in erster Linie auf andern später zu erörternden Ursachen beruhende Abplattung verstärkenden Momentes zuzuschreiben sein. Der Thorax erweitert sich in distaler Richtung kontinuierlich und in beiden Durchmessern annähernd gleich bedeutend bis zum distalen Rande, so daß seine Gesamtform, die Asymmetrie außer acht gelassen, derjenigen eines abgestumpften, dorso-ventral zusammengedrückten Kegels mit caudalwärts gerichteter Basis gleichkommt.

Die Apertura superior, die durch die episternale ventrale Begrenzung als primitiva gekennzeichnet ist, besitzt der dorso-ventralen Abplattung des Brustkorbes entsprechend größere transversale als sagittale Ausdehnung. Ihre Gestalt ist einem quergestellten Rechteck mit abgerundeten Ecken vergleichbar, dessen längeren Seiten somit ihre dorsale und ventrale Begrenzung entsprechen würden. Der Körper des 1. Brustwirbels springt dorsal nur wenig in sie vor. Die seitliche Begrenzung verläuft flach lateralwärts gewölbt ventral- und etwas medianwärts, so daß der maximale Querdurchmesser der oberen Apertur in die Nähe ihrer dorsalen Begrenzung zu liegen kommt. Er mißt 6,5 cm gegenüber dem sagittalen von nur 5,1 cm Länge.

Der Thoraxindex ist in Übereinstimmung mit der relativ großen transversalen Ausdehnung des Brustkorbes in allen Höhen größer als 1 und unterliegt, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, nur unbedeutenden Schwankungen.

Höhe	Maximaler transversaler Durchmesser cm	Sagittaler Durchmesser cm	Index
1. Rippe	6,5	5,1	1,28
4. Rippe	11,0	8,8	1,25
7. Rippe	12,7	10,0	1,27
Apert. inf.	15,0	—	—

Das Verhältnis der Längen der Thoraxwände geben folgende Zahlen wieder: es verhalten sich

ventrale:		laterale:		dorsale Thoraxwand:
wie 8,0	:	15,0	:	14,5
= 1	:	1,87	:	1,8

Die ventrale Thoraxwand ist in gleicher Weise wie am vorigen Embryo als ventraler Abschluß der Brusthöhle nur proximal und

Digitized by Google

unvollständig angelegt. Sie umfaßt hier außer dem sternalen und episternalen auch einen costalen Anteil, der gegenüber den früheren Stadien eine neue Erwerbung darstellt. Indem die Rippen dieser Region den ventralen bzw. ventro-lateralen Verlauf nicht bis zur sternalen Insertion beibehalten, sondern in der Nähe ihres ventralen Endes medianwärts umbiegen, beteiligen sie sich mit dem ventralsten Abschnitt an der Bildung der ventralen Thoraxwand. Dieses Verhalten zeigen jedoch, wie erwähnt, nur die proximalen Rippen, unter diesen die erste in stärkstem Grade. Deren der Ventralwand angehörende Strecke ist beiderseits 12 mm lang und scharf, beinahe rechtwinklig, vom Seitenwandteil der Rippe abgeknickt. Distalwärts verkürzt sich die fragliche Strecke von Rippe zu Rippe, und gleichzeitig wird der Knickungswinkel immer stumpfer. An der 5. Rippe ist gerade noch die leichte Abbiegung eines wenige Millimeter langen ventralen Endstückes erkennbar. Die distal folgenden Rippen gehören mit dem ganzen ventralen Hauptstück der Seitenwand an, wodurch die ventrale Thoraxwand in dieser Gegend auf den sternalen Anteil beschränkt wird.

Sternalanlage. Die paarigen, vorknorpeligen Sternalleisten sind in ganzer Länge getrennt. Ihre proximalen Enden haben sich gegenseitig bis auf einen Abstand von 1 cm genähert. In distaler Richtung weichen sie jedoch gleich von der ersten Rippeninsertion weit auseinander, so daß die Entfernung zwischen ihren caudalen Enden ungefähr das Zehnfache der proximalen beträgt und ihre cranialen Verlängerungen sich unter nahezu rechtem Winkel schneiden. Im übrigen ist ihr Verlauf geradlinig. Der Abstand von der Wirbelsäule vergrößert sich vom proximalen zum distalen Ende auf das Doppelte. Mit Rücksicht auf die Form der Sternalleisten ließen sich genau die für Embryo 3 gemachten Angaben wiederholen. Auch die medialen Fortsätze jener treten uns hier in mit den dortigen Befunden übereinstimmender Ausbildung wieder entgegen. Sie unterscheiden sich von den früheren nur durch etwas weniger dichtes Gefüge, welcher Unterschied übrigens auch zwischen den Sternalleisten der Embryonen 3 und 4 zu bemerken ist und den letzteren mit Embryo 2 vollkommener als mit Embryo 3 übereinstimmen läßt. Auch hinsichtlich der Fortschritte im Verschmelzungsprozeß der Sternalleisten repräsentiert ja Embryo 4 ein Zwischenstadium zwischen 2 und 3.

Die rechte Sternalleiste ist 8, die linke 7,5 cm lang.

An die rechte Sternalleiste schließen sich die sieben ersten

Digitized by Google

Brustrippen an. Auf der linken Seite hat die 7. den sternalen Anschluß noch nicht erreicht; sie endet 2 mm von der Spitze der Sternalleiste entfernt, welch letztere mit einem zugespitzten kurzen Fortsatz die Insertion der 6. Rippe distalwärts überragt. Die Abstände zwischen den aufeinanderfolgenden Rippeninsertionen entsprechen proximal ungefähr der Dicke eines ventralen Rippenendes und lassen wie gewöhnlich in caudaler Richtung eine geringe Verschmälerung erkennen; doch ist der Unterschied sehr unbedeutend. Die Histologie der Sterno-costalverbindungen bietet gegenüber den früheren Befunden nichts Neues. An den meisten derselben hat der bekannte kontinuierliche Übergang des Rippengewebes in das Sternalgewebe statt; nur an der 1. Rippe ist eine ziemlich scharfe von dorso-lateral ventro-medianwärts verlaufende Trennungslinie zwischen der knorpeligen Rippe und der vorknorpeligen Sternalleiste erkennbar.

Episternalgebilde. Sie besitzen die bekannten Lagebeziehungen zu Clavicula und Sternalleiste und verhalten sich im übrigen derart, daß ihnen eine Zwischenstellung zwischen denjenigen der Embryonen 2 und 3 anzuweisen ist. Mit dem letzteren stimmen sie hinsichtlich der Dimensionen und der proximal deutlich nachweisbaren Zusammensetzung aus einer paarigen Anlage, deren Hälften mit je dem gleichseitigen Claviculaende in der bekannten innigen Verbindung stehen, überein. Die distale Verschmelzung in der Medianlinie ist keine sehr innige. Der durch sie entstehende mediane Bezirk des Episternalgewebes besteht aus Zellen, die nur wenig dichter gelagert sind als im umgebenden Bindegewebe. Indem überhaupt im ganzen episternalen Zellkomplex ein lockereres Gefüge als am vorhergehenden Embryo besteht, erlangt derselbe nicht die bei jenem vorgefundene scharfe Abgrenzung gegen die Umgebung, was insbesondere für die mediane Partie Geltung hat und wodurch sich dieser Embryo enger an Embryo 2 anschließt. Die Seitenteile besitzen durch einen typisch vorknorpeligen Bau eine größere gewebliche Selbständigkeit. Der mittlere Abschnitt setzt sich auch hier distal ohne nachweisbare Grenze in die medialen Sternalfortsätze fort.

Eine Schwertfortsatzanlage fehlt.

Laterale Thoraxwand. Über ihren Verlauf wurde oben berichtet. In ihrer Begrenzung machen sich nur unbedeutende Abweichungen gegenüber den früheren Stadien bemerkbar. Sie bestehen

Digitized by Google

in folgendem: einmal wird, wie ebenfalls bereits hervorgehoben, die ventrale Seitenwandgrenze nur noch im distalen Drittel durch die Sternalleiste gebildet, wogegen sie proximal in lateraler Richtung auf die ventralen Rippenabschnitte verlegt ist. Damit ist eine Verstärkung der proximalen Convergenz von ventraler und dorsaler Grenze verbunden. Die zweite Veränderung betrifft den Verlauf der proximalen Seitenwandgrenze. Dieselbe ist aus der rein horizontalen in die ventral-distal geneigte Richtung übergegangen. Die Neigung ist vorläufig noch sehr geringfügig, die dem oberen Rand der 1. Rippe am Übergang aus der lateralen in die ventrale Thoraxwand horizontal gegenüberliegende Stelle der Wirbelsäule hat sich nur um eine halbe Wirbelhöhe, d. h. von der Grenze zwischen 7. Hals- und 1. Brustwirbel auf die Mitte des letzteren verschoben. Da gleichzeitig die distale Seitenwandgrenze steiler vertebralwärts verläuft, so ist die Folge eine verstärkte Höhenzunahme der Seitenwand in dorsaler Richtung, durch welche sich die Seitenwandhöhe von der ventralen zur dorsalen Grenze auf den doppelten Wert steigert. Ebenso verdoppelt sich die Breite der Seitenwand von der 1. zur 7. Rippe.

Die beiderseits in normaler Zahl entwickelten Brustrippen schließen sich mit bezug auf Verlauf und Form denjenigen des Embryo 3 unmittelbar an. Die horizontale Richtung haben sie in höherem Grade als diese aufgegeben. Nicht nur ist an den asternalen Rippen eine verstärkte und distalwärts zunehmende caudale Neigung des Gesamtrippenverlaufes zu beobachten, sondern es zeigt auch eine Anzahl sternaler Rippen diese Erscheinung. Dies gilt weniger für die distalen als für die proximalen unter ihnen, deren erste ja den beschriebenen Verlauf der proximalen Seitenwandgrenze bestimmt. Die Abweichung von der horizontalen Verlaufsrichtung macht sich aber außerdem auch darin bemerkbar, daß sich die caudale Krümmung der Rippen gegenüber dem vorigen Objekte verstärkt hat und namentlich an den ersten asternalen und letzten sternalen bemerkenswert geworden ist. Die ihr entsprechende Gliederung in ab- und aufsteigenden Schenkel lassen beiderseits die 3.—9. Rippe erkennen. In Übereinstimmung mit allen früheren Stadien sind dagegen die zwei letzten Rippenpaare auf den dorsalen Schenkel reduziert. Ausnahmsweise schließt sich ihnen in diesem Falle auch das 10. an. Während 8. und 9. Rippe, die ebenfalls des sternalen Anschlusses entbehren, mit ansehnlichen aufsteigenden Schenkeln sich den distalen Rändern der vorausgehenden Rippen nähern, endet

Digitized by Google

die 10. an der Stelle, wo in Analogie mit jenen für sie der Übergang aus dem absteigenden in den aufsteigenden Verlauf liegen müßte, falls ein letzterer ihr überhaupt zukäme. Diese Stelle läßt sich aus dem Verlauf der die entsprechenden Punkte der proximalen Rippen verbindenden Kurve annähernd bestimmen. An Stelle des ausgefallenen ventralen Schenkels findet sich nun jederseits in der Verlängerung der 10. Rippe, etwas proximalwärts gegenüber ihrem ventralen Ende verschoben und dadurch der 9. Rippe genähert, ein isoliertes Vorknorpelstückchen, rechts 18, links 11 mm von der ebenfalls vorknorpeligen Rippenspitze entfernt. Dasselbe ist von länglicher Gestalt, mit der Längsachse dem aufsteigenden Schenkel der 9. Rippe parallel gerichtet und erreicht, links größer als rechts, folgende Dimensionen: Länge rechts 4 mm, links 7 mm; Breite (transversaler Durchmesser) rechts 2,5 mm, links 3 mm; Dicke (cranio-caudaler Durchmesser) rechts 2 mm, links 4 mm. Es besteht aus typischem Vorknorpelgewebe, ist gegen die Umgebung durch eine Perichondrium-ähnliche Randschicht abgegrenzt und von der Spitze der 10. Rippe durch völlig indifferentes Bindegewebe getrennt. Seine Entfernung von der Spitze der 9. Rippe mißt auf beiden Seiten 2,5 cm. Vergleicht man damit die Abstände, in welchen die Spitzen der proximaler gelegenen asternalen Rippen aufeinander folgen, so stellt sich heraus, daß die in Rede stehende Vorknorpelinsel sich jenen in dieser Beziehung ohne weiteres anschließt. Die fraglichen Abstände verkürzen sich nämlich distalwärts auf beiden Seiten in ungefähr gleicher Weise. Für die 8. Rippe beträgt die Entfernung von der Spitze der proximal vorausgegangenen jederseits 3,5 cm, für die 9. rechts 2,5 cm, links 3,0 cm. Daran reiht sich der Abstand für die Vorknorpelinsel mit dem Wert von 2,5 cm. Daraus geht hervor, daß die Vorknorpelinsel diejenige Lage einnimmt, die der Spitze der 10. Rippe zukommt. Zu ähnlichem Resultat führt auch die Vergleichung der 10. mit den proximal folgenden Rippen hinsichtlich der Höhendifferenz in der Lage von dorsalem und ventralem Rippenende. Läßt man die 10. Rippe mit der Spitze des Hauptstückes enden, so erscheint ihr ventrales Ende gegenüber dem dorsalen erheblich distalwärts verlagert und stimmt die 10. Rippe in dieser Hinsicht mit der 11. überein. Dagegen ist die Neigung des Gesamtverlaufes geringer und mehr dem für die 9. Rippe gültigen Verhalten entsprechend, wenn man die Vorknorpelinsel als die eigentliche Spitze der 10. Rippe betrachtet; denn wie erwähnt, ist jene proximaler gelegen als das tatsächliche Rippenende. Somit erstreckt

Digitized by Google

sich die Übereinstimmung zwischen der Vorknorpelinsel und den Spitzen der proximaleren Rippen nicht nur auf deren Lage zueinander, sondern auch zu den dorsalen Enden der zugehörigen Rippen.

Die Rippenlänge nimmt von der 1. zur 7. Rippe von 7,5 auf 15 cm zu. Darauf folgt in distaler Richtung eine rasche Verkürzung. Die 12. Rippe mißt als kürzeste 3 cm.

Die Intercostalräume sind gegenüber den früheren Stadien im allgemeinen durch etwas größere Weite ausgezeichnet, verhalten sich im übrigen ganz genau wie dort.

Extrasternale Intercostalverbindungen bietet dieser Thorax nicht dar. Alle Rippen, welche die Sternalleiste nicht erreichen, enden ventral, allseitig von indifferentem embryonalen Bindegewebe umgeben, entweder in Annäherung an je die proximal vorausgehende, wenn sie einen aufsteigenden Schenkel besitzen, wie die 8. und 9., oder ohne solche, wenn sie wie die 10.—12. auf den dorsalen Schenkel reduziert sind.

Die dorsale Thoraxwand beschreibt in ihrem Gesamtverlauf einen flachen dorsocranialwärts gewölbten Bogen, indem sie gegen das craniale Ende deutlich ventralwärts geneigt ist. Sie verbreitert sich von oben nach unten beträchtlich bis in die Höhe des 7. Brustwirbels, und behält die erlangte maximale Breite bis zum 10. Brustwirbel bei, von wo an sie bis zum distalen Rande wieder eine unbedeutende Verschmälerung erfährt.

Die Wirbelsäule verläuft in der Medianen, ohne deutliche Abweichungen nach den Seiten. Der Wirbelkanal ist noch ebenso weit offen wie an den früheren Objekten. Ebenso erweisen sich die Formverhältnisse der Wirbel, die Art und Weise der Verbindung der letzteren untereinander und mit den vertebralen Rippenenden als vollkommen mit den für Embryo 3 geschilderten Zuständen übereinstimmend. Bezüglich der Costo-vertebralverbindung mag noch besonders hervorgehoben werden, daß die meisten Rippen von der Verbindung mit dem Querfortsatz des zugehörigen Wirbels an ventrolaterale Richtung einschlagen, während nur für wenige der Abgang in rein transversaler Richtung erfolgt und das vertebrale Rippenendstück durchwegs transversale Stellung einnimmt.

An keinem Halswirbel sind selbständige Rippenrudimente nachweisbar; am 7. ist jedoch, genau wie am vorhergehenden Präparat, die Stelle der ursprünglichen Trennung durch die dort namhaft gemachten Merkmale gekennzeichnet.

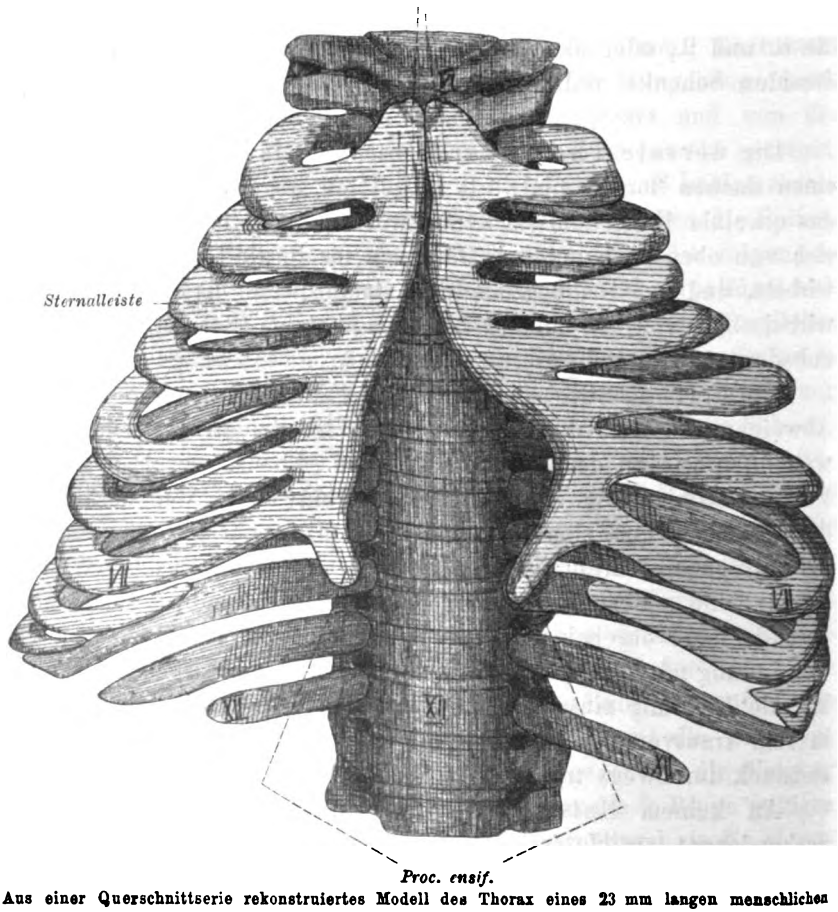
Digitized by Google

Im Bereich der Lumbalregion begegnen wir dagegen wiederum an den ersten vier Wirbeln selbständigen Rippenanlagen, welche in Lage, Form und histologischem Aufbau die von Embryo 3 bekannten Zustände darbieten. Wie bei diesem, so hat sich auch hier am 5. Lumbalwirbel bereits die knorpelige Vereinigung zwischen Rippe und Wirbelkörper vollzogen; zwischen der ersteren und dem Querfortsatz besteht noch immer vorknorpeliger Zusammenhang.

Embryo 5 (Sammlungsnummer 395 J 9).

Scheitelsteißlänge 23 mm. Fixationsmethode unbekannt. Färbung mit Parakarmin und Jodgrün. Vergrößerung des Modells 25. Seine Höhe beträgt 16 cm.

Fig. 15.

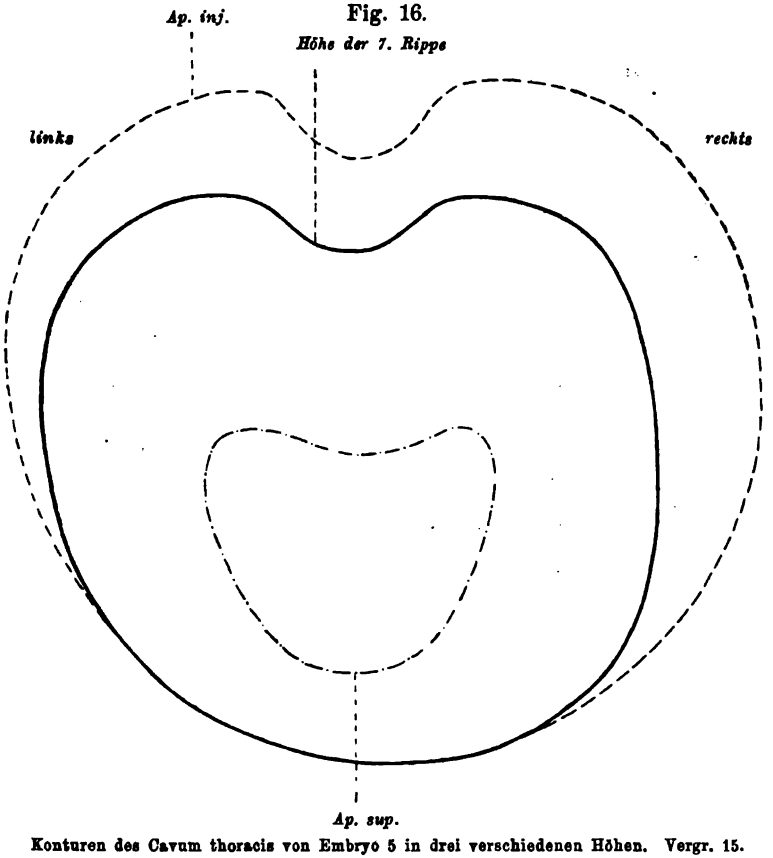


Aus einer Querschnittserie rekonstruiertes Modell des Thorax eines 23 mm langen menschlichen Embryo. Vergr. 11.

Digitized by Google

Die äußere Form des Thorax (Fig. 15) läßt sich kurz als konisch bezeichnen. In der Hauptsache symmetrisch, dorso-ventral deutlich abgeplattet, erweitert er sich distalwärts in allen Richtungen bedeutend, so daß die Durchmesser der unteren Apertur um etwa das $2^1/_2$fache die entsprechenden der oberen an Länge übertreffen. Die Verbreiterung schreitet im allgemeinen gleichmäßig vom proximalen zum distalen Ende fort. Nur an einer Stelle, in der Höhe der

Fig. 16.



Konturen des Cavum thoracis von Embryo 5 in drei verschiedenen Höhen. Vergr. 15.

5. Rippe der rechten Seite wird sie durch eine plötzliche stärkere seitliche Ausbuchtung unterbrochen. Auf sie folgt distalwärts wieder allmähliche gleichmäßige Erweiterung, die jedoch nicht mehr so ausgiebig wie im proximalen Thoraxabschnitt ist. Ventrale und dorsale Thoraxwand sind ziemlich flach, die sie verbindende Seitenwand erscheint in den distalen Partien ebenfalls abgeflacht, während sie proximal sanft lateralwärts gewölbt ist. Außerdem ändert sie

Digitized by Google

den Verlauf distalwärts in der Weise, daß sie aus der dorso-ventralen bzw. ventral und medialen Richtung mehr und mehr in ventral und laterale übergeht. Hand in Hand damit geht eine Verschiebung des maximalen Querdurchmessers des Thorax aus der dorsalen in eine mehr ventrale Lage. Die frühere Einziehung ist von der ganzen Ausdehnung der Seitenwand endgültig verschwunden.

Die Apertura sup. hat durch den Ersatz der episternalen ventralen Begrenzung durch eine sterno-costale den primitiven Charakter aufgegeben. Sie nimmt eine annähernd horizontale Lage ein. In querer Richtung stärker als in dorso-ventraler ausgedehnt und dorsal durch den Körper des 1. Brustwirbels etwas eingebuchtet, besitzt sie nierenförmige Gestalt. Ventral gewinnt sie in den Sternalleisten und angrenzenden Rippenabschnitten eine flach ventralwärts gewölbte Begrenzung, die im Bogen in die seitliche übergeht. Der größte transversale Durchmesser liegt in der Nähe der Wirbelsäule.

Die Apertura inf. entbehrt noch des vollständigen ventralen Abschlusses. Gegen die Wirbelsäule zu ist sie erheblich distalwärts geneigt. Ihre Form stellt ein regelmäßiges Queroval dar, das die größte transversale Ausdehnung in der Mitte zwischen dorsaler und ventraler Thoraxwand aufweist.

Als Ausdruck der dorso-ventralen Abplattung des Brustkorbes ergeben sich für den Thoraxindex in allen Höhen relativ hohe Werte. Die folgende Tabelle enthält die genauen Maße.

Höhe	Maximaler transversaler Durchmesser cm	Sagittaler Durchmesser cm	Index
1. Rippe	6,2	5,0	1,24
4. Rippe	10,5	9,2	1,14
7. Rippe	12,4	12,0	1,18
Apert. inf.	16,5	13,8	1,19

Die Längen von ventraler, lateraler und dorsaler Thoraxwand verhalten sich wie

$$7{,}8 : 15{,}2 : 15{,}2 = 1 : 1{,}9 : 1{,}9$$

Die ventrale Thoraxwand ist flach, verbreitert sich vom proximalen zum distalen Rande gleichmäßig und weicht dabei nur unbedeutend ventralwärts aus der Frontalebene ab. An ihrer Bildung beteiligen sich die ventralen Abschnitte nicht nur der proximalen,

Digitized by Google

sondern auch der distalen Rippen, und jene in größerer Ausdehnung, als es am vorausgegangenen Thorax der Fall war. In der Höhe der 3. sternalen Rippeninsertion erscheint der proximale Teil der ventralen Thoraxwand ganz leicht gegen die Wirbelsäule zu abgeknickt.

Sternalanlage. Die Sternalleisten sind im Bereich der 1. Rippe in lockere, noch nicht deutlich knorpelige mediane Verbindung miteinander getreten; in der ganzen übrigen Ausdehnung besteht noch vollständige Trennung. Sie verlaufen einander genähert und parallel bis zur dritten Rippeninsertion, worauf distalwärts eine beträchtliche Divergenz Platz greift. Dabei macht sich ein Unterschied zwischen den beiden Seiten geltend. Während sich nämlich die rechte Sternalleiste allmählich und gleichmäßig von der Medianlinie entfernt, nimmt die linke unterhalb der 4. Rippeninsertion plötzlich stärker lateralen Verlauf und beschreibt einen kurzen lateral gewölbten Bogen, um sich dann in der Höhe der 7. Rippe wieder etwas medianwärts zu wenden und in die ziemlich gerade distalwärts gerichtete Schwertfortsatzanlage überzugehen. Die linke Sternalleiste bildet somit in der Ausdehnung vom 4. Intercostalraum bis zur 7. Rippe die laterale Begrenzung einer kleinen, aber scharf abgesetzten Incisur. So kommt es, daß die größte Entfernung zwischen den Sternalleisten nicht an ihren distalen Enden, sondern in der Höhe der 6. Rippe zu finden ist. Sie mißt daselbst 3,5 cm.

Jede Sternalleiste ist am cranialen Ende, im Bereich der Verbindung mit der anderseitigen, namentlich in transversaler Richtung auf etwa den doppelten Durchmesser verdickt; der übrige Teil entspricht in der Dicke ungefähr den an ihm inserierenden ventralen Rippenabschnitten und läßt in distaler Richtung eine allmähliche Verjüngung erkennen. Leichte Verdickungen weist die Sternalleiste außerdem im Bereich einzelner proximaler Rippenverbindungen auf; dieselben machen sich als medianwärts gerichtete flache Vorsprünge bemerkbar, welche z. B. in der Höhe der 2. Rippe beinahe eine mediane Berührung der Sternalleisten zustande kommen lassen. In den intercostalen Bezirken von kreisförmigem Querschnitt zeigen die letzteren im Bereich der Rippeninsertionen, soweit diese ihre Abtrennung von den Rippen gestatten, noch deutliche Anklänge an die Rinnenform früherer Stadien. Am cranialen Ende gehen sie in je einen kegelförmigen Fortsatz über, der mit breiter Basis ihnen aufsitzt und cranialwärts sich verjüngend den oberen Rand der ersten Rippe um 1 cm überragt.

Digitized by Google

Die Histologie der Sternalleiste zeigt einen Fortschritt gegenüber allen früheren Objekten darin, daß bis in die Höhe der 5. Rippe Verknorpelung stattgefunden und der vorknorpelige Charakter sich nur noch im distalen Endabschnitt erhalten hat. Der sternale Knorpel unterscheidet sich abgesehen davon, daß sich nirgends in ihm Kalkablagerung vorfindet, vom Rippenknorpel durch geringere Größe seiner Zellen und spärlichere Intercellularsubstanz, welch letztere auch weniger intensiv grün gefärbt ist. Ähnliche Unterschiede machen sich auch innerhalb der Sternalleiste bemerkbar, dahin gehend, daß deren proximaler Teil durch etwas größere Zellen vor dem distalen ausgezeichnet ist.

Die Verknorpelung der Sternalleiste ist eine zusammenhängende im Bereich der ersten fünf Rippen. Die dem 5. Intercostalraum entsprechende Sternalpartie ist noch durchaus vorknorpelig; dagegen zeigt sich der an die knorpelige 6. Rippe angeschlossene Sternalbezirk in unverkennbarer knorpeliger Umwandlung begriffen. Dieser Befund ist insofern von Interesse, als er den Beweis dafür liefert, daß die Verknorpelung der Sternalleisten ihren Ausgangspunkt von den ventralen Rippenenden nimmt. In gleichem Sinne ist der Umstand zu verwerten, daß es in dem von 4. und 5. Rippe begrenzten intercostalen Sternalbezirk noch nicht zur Bildung von Knorpelkapseln gekommen ist, während solche im distal folgenden costalen Gebiet bereits deutlich sichtbar sind und dieses als früher in Verknorpelung übergegangen kennzeichnen. Distal von der 6. Sterno-costalverbindung fehlt noch jede Knorpelbildung in der Sternalleiste, wie auch die Verknorpelung in der 7. Rippe selbst noch nicht bis zum ventralen Ende vorgedrungen ist.

Die rechte Sternalleiste ist 8,7 cm, die linke 9 cm lang.

Sterno-costalverbindungen. Mit der Sternalanlage sind beiderseits sieben Rippen vereinigt. Die Abstände zwischen den aufeinanderfolgenden Insertionen verkleinern sich auf der rechten Seite gleichmäßig in distaler Richtung; auf der linken besitzen der 4.—6. die größte Weite. Was die Richtung anbetrifft, in welcher die Rippen zur Verbindung an die Sternalleiste herantreten, so herrscht die transversale horizontale vor. Ausnahmen von dieser machen die erste und die letzten Rippen, jene, indem sie dorsal von ihr abweicht, diese, indem sie entsprechend der Differenzierung in dorsalen und ventralen Schenkel den Anschluß an die Sternalleiste in proximal aufsteigendem Verlauf suchen.

Mit Rücksicht auf das histologische Verhalten lassen sich an

Digitized by Google

den einzelnen Sterno-costalverbindungen verschiedene Zustände konstatieren. In der ersten hat ein kontinuierlicher Übergang der knorpeligen Rippe in die ebenfalls knorpelige Sternalanlage statt. Für die 2. trifft dies nur bezüglich der distalen Hälfte zu, während proximal die knorpelige Kontinuität durch eine helle Zone, bestehend aus spindelförmigen Zellen und nicht knorpeliger Intercellularsubstanz unterbrochen ist, welche an der Stelle des späteren Sterno-costalgelenks in medial konvexem Verlauf die Rippe gegen die Sternalleiste abgrenzt. An allen distal folgenden sternalen Rippeninsertionen jedoch sieht man wieder das Rippengewebe ohne Grenze sich in das Sternalgewebe fortsetzen und eine knorpelige (3.—6. Rippe) oder vorknorpelige (7. Rippe) Kontinuität zwischen den beiden herstellen.

Die Episternalgebilde treten als paarige, zwischen die proximal gerichteten Fortsätze der Sternalleisten eingefügte Vorknorpelstückchen auf (vgl. Fig. 15). Sie haben ungefähr die Gestalt von dreiseitigen Pyramiden. Die Basis wenden sie cranialwärts und überragen mit derselben die Fortsätze der Sternalleisten noch um 1 mm. Mit der latero-ventralen Seitenfläche liegen sie sehr innig der medialen Fläche jener an; die andern Seitenflächen sind dorsal- und medianwärts gerichtet. Die Entfernung zwischen ihren Basen beträgt 2 mm. Die Spitzen konvergieren miteinander und kommen von der medio-dorsalen ganz auf die dorsale Fläche der Sternalanlage zu liegen. Hier laufen sie bald dorso-ventral abgeplattet aus, indem sie in die peripheren Schichten der Sternalleiste übergehen. Sie erreichen eine Höhe von 7 mm, und an der Basis einen Durchmesser von 5 mm.

Die Anlage des Proc. xiphoideus, die an diesem Thorax zum erstenmal beobachtet wird, ist paarig und bildet die direkte distale Fortsetzung der Sternalleisten über die Insertion der 7. Rippe hinaus. Die beiden Hälften verlaufen einander ungefähr parallel, gegenüber dem Hauptstück der Sternalleisten etwas ventralwärts abgebogen. Unter zunehmender Verjüngung und allmählichem Übergang ihres Vorknorpelgewebes, — denn aus solchem sind sie als Fortsetzung der Sternalleisten aufgebaut — in das umgebende gewöhnliche Bindegewebe enden sie ohne scharfe Grenze in den Bauchdecken. Die rechtsseitige Schwertfortsatzanlage wird 12, die linke 15 mm lang. Die Entfernung zwischen ihren Spitzen beläuft sich auf 3 cm.

Laterale Thoraxwand. An ihrer ventralen Begrenzung hat die Sternalleiste, wie aus der Zusammensetzung der ventralen

Digitized by Google

Thoraxwand hervorgeht, keinen Anteil mehr. Im übrigen sind, bezüglich des Verlaufs der Seitenwandgrenzen gegenüber Embryo 4 keine wesentlichen Abweichungen namhaft zu machen. Eine etwas beträchtlichere ventro-distalwärts gerichtete Krümmung der distalen Grenze ist der einzige erkennbare Unterschied. Ihre transversale Ausdehnung verdoppelt die Seitenwand von der 1. zur 7. Rippe in gleicher Weise wie am vorhergehenden Brustkorbe; dagegen ist die Höhenzunahme in dorsaler Richtung nicht so bedeutend wie dort. Der Grund hierfür dürfte in der lateralen Verlagerung der ventralen Seitenwandgrenze zu suchen sein.

Rippen. Der Gesamtverlauf der proximalen Rippen entfernt sich von der horizontalen Richtung nicht in höherem Grade, als es beim vorhergehenden Stadium der Fall war. Erst von der 5. und 6. Rippe an kommt es zu einer deutlichen und distalwärts zunehmenden Tieferlage des sternalen gegenüber dem vertebralen Rippenende. Ein caudal konvexer Bogen wird von der 5.—10. rechten und der 6.—10. linken Rippe beschrieben. Die stärkste Krümmung weisen in dieser Richtung jederseits die 7. und 8. Rippe auf. Eine durch die Enden der ersteren gelegte Gerade schneidet links den Körper der 6. Rippe und tangiert rechts den unteren Rand der 5. Rippe. Diejenigen asternalen Rippen, die mit einem aufsteigenden Schenkel ausgestattet sind, d. h. 8.—10. Rippe beider Seiten, nähern sich auch hier mit den Spitzen den proximal benachbarten bis fast zur Berührung, ohne mit ihnen in wirkliche Verbindung zu treten. Die Abstände zwischen den aufeinanderfolgenden Rippenspitzen vergrößern sich in distaler Richtung, verhalten sich aber auf beiden Seiten nicht genau übereinstimmend. Die zwei distalsten Rippen bieten das von früher bekannte Verhalten dar. Die Länge der Rippen wächst von der 1. bis zur 7. von 8 cm auf 19 bzw. 20 cm, also auf mehr als das Doppelte an. Gegen den distalen Thoraxrand zu hat eine rasche Reduktion in dieser Richtung statt. Die Rippenform hat sich gegenüber Embryo 4 nur darin verändert, daß die vertebrale Abplattung nicht mehr sichtbar ist. Ein Tuberculum findet sich außer an den zehn ersten auch an der 11. Rippe angedeutet. Dagegen fehlt noch durchwegs ein deutliches Köpfchen.

Die Intercostalräume sind eher etwas enger als am vorigen Objekt; sie erreichen durchschnittlich nicht der Dicke der Rippen entsprechende Weite. Am engsten sind sie in den mittleren Abschnitten. Extrasternale Intercostalverbindungen fehlen. Diejenigen distalen Rippen, die des sternalen Anschlusses entbehren,

Digitized by Google

enden ventral vollkommen frei in indifferentem embryonalen Bindegewebe.

Dorsale Thoraxwand. Sie convergiert proximal, indem sie vom 9. Brustwirbel an aufwärts gleichmäßig ventral geneigten Verlauf nimmt, beträchtlich mit der ventralen Thoraxwand. In distaler Richtung ist an ihr eine bedeutende Verbreiterung wahrzunehmen, welche bis in die Höhe des 10. Brustwirbels andauert; die hier erlangte maximale Breite wird bis zum distalen Rande beibehalten.

Wirbelsäule. Von medianem, der Krümmung der Dorsalwand entsprechendem Verlaufe bietet sie im Vergleich zu den früheren Objekten keine wesentlichen Abweichungen dar, soweit die Formverhältnisse der Wirbel in Betracht gezogen werden. Der einzige Unterschied von Bedeutung besteht darin, daß eine leichte Verschiebung der Bogenwurzel aus der rein lateralen in mehr latero-dorsale Richtung im Bereich des mittleren und distalen Thoraxabschnittes stattgehabt hat, welche mit einer entsprechenden, später zu erwähnenden Verlaufsänderung der vertebralen Rippenabschnitte Hand in Hand geht. Die knorpeligen Wirbelkörper, die zufolge dieser Veränderungen etwas stärker ins Cavum thoracis vorspringen, haben sich in cranio-caudaler Richtung auf Kosten der Intervertebralscheiben ausgedehnt und geben nun namentlich in der Beschaffenheit ihrer Verbindung untereinander ein von den früheren Befunden abweichendes Verhalten kund. Die aufeinanderfolgenden Wirbelkörper sind nämlich im Gebiet des proximalen Abschnittes der Brustwirbelsäule bis etwas unterhalb der Mitte der letzteren durch Knorpelgewebe in Zusammenhang; dasselbe umgibt in ansehnlicher Schicht die Chorda, ist mit deutlichen Knorpelkapseln ausgestattet und geht allmählich in die periphere Zone der Zwischenwirbelscheibe über, die den bekannten, mehr faserigen Bau aufweist. Zwischen den distal vom 7. gelegenen Brustwirbeln wird die Verbindung durch das an den früheren Embryonen in allgemeiner Verbreitung zwischen den Wirbelkörpern vorgefundene Gewebe gebildet, das halb Knorpel, halb indifferentes Bindegewebe ist.

Hinsichtlich der Rippenwirbelverbindungen ist, abgesehen davon, daß auch die 11. Rippe in lockerer Verbindung mit dem Querfortsatz des zugehörigen Wirbels steht, gegenüber den früheren Formen eine geringe Änderung in der Richtung der vertebralen Rippenabschnitte zu konstatieren; sie besteht darin, daß die letzteren, d. h. die vertebral von der Costo-transversalverbindung gelegenen Rippen-

Digitized by Google

strecken aus dem lateralen in einen latero-dorsalen Verlauf übergehen. Die Veränderung ist in der mittleren Brustregion deutlich erkennbar und zieht die bereits erwähnte Verschiebung der Bogenwurzel nach sich. Das Hauptstück der Rippe verläßt jedoch die Wirbelsäule in der Costo-transversalverbindung nach wie vor in lateraler oder latero-ventraler Richtung. Ersteres gilt für die mittleren, letzteres für die distalsten und insbesondere für die proximalsten Rippen. Es existiert immer noch kein Punkt im Rippenverlauf, der eine dorsalere Lage als die costo-transversale Verbindung einnehmen würde.

Weder in der Cervical- noch in der Lumbalregion sind selbständige Rippenanlagen wahrnehmbar.

Embryo 6.

Scheitelsteißlänge 32 mm. Fixation in 4%igem Formalin. Färbung mit Parakarmin und Jodgrün. Die Rekonstruktion wurde mit $12^1/_2$-facher Vergrößerung vorgenommen. Letztere wurde aus praktischen Gründen, um der Notwendigkeit, jedes Schnittpräparat beim Zeichnen mehrfach verschieben zu müssen, aus dem Wege zu gehen, der bisher angewandten 25-fachen vorgezogen. Das Modell ist 12 cm hoch.

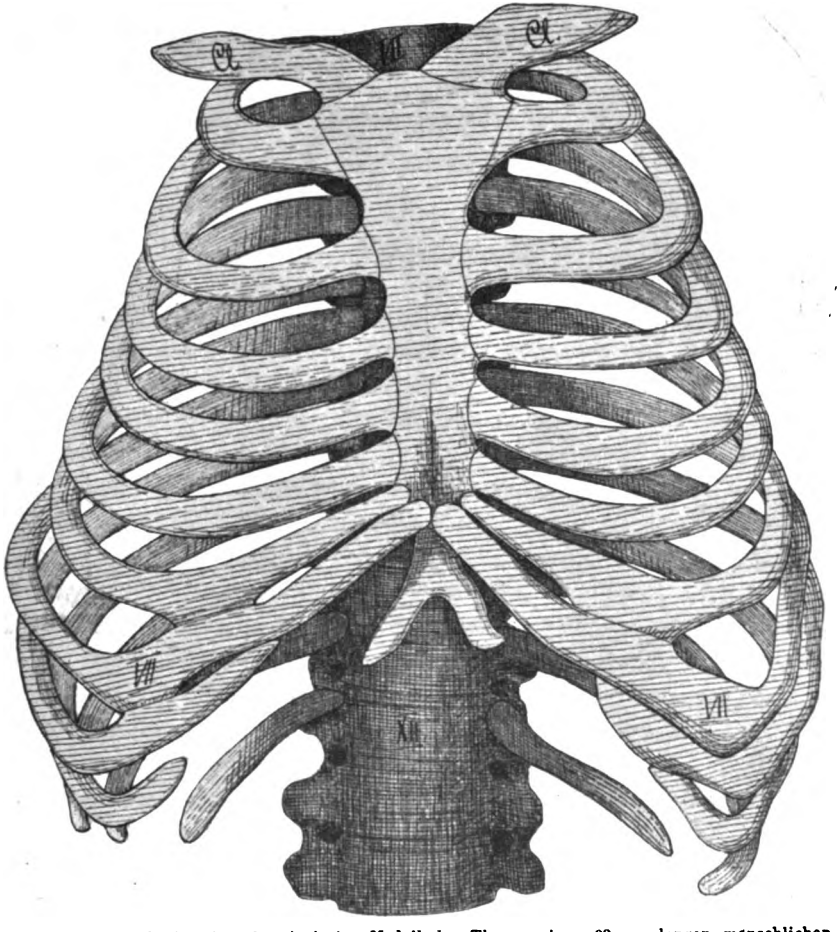
Äußere Thoraxform (Fig. 17). Die bereits an zwei besprochenen Embryonen vorgefundene dorso-ventrale Abplattung tritt uns hier in bedeutend verstärktem Grade entgegen. Der Brustkorb dehnt sich beinahe doppelt so weit in transversaler als in sagittaler Richtung aus. Außerdem unterscheidet er sich von allen früheren Stadien dadurch, daß die Erweiterung, die er in distaler Richtung wie jene in allen Durchmessern erfährt, nicht bis zum distalen Ende andauert, sondern bereits in der Höhe der 7. Rippe sistiert. Darauf folgt eine drei Rippen umfassende Zone maximaler Weite, jenseits welcher wieder eine leichte transversale Verschmälerung Platz greift. Dadurch gewinnt der Thorax eine Gestalt, die als Faßform sich der Kegelform früherer Stadien entgegenstellen läßt. Im ganzen symmetrisch zeigt er in Analogie zu Embryo 5 auf der rechten Seite in der Höhe der 5. Rippe eine stärkere seitliche Ausbuchtung. Dorsale und ventrale Wand sind flach und durch eine gleichmäßig lateralwärts gewölbte Seitenwand untereinander verbunden.

Die Apertura superior, welche ventral vom Manubrium sterni und den angrenzenden Teilen der ersten Rippen begrenzt wird,

Digitized by Google

nimmt eine deutlich geneigte Lage ein. Die durch ihre ventrale Begrenzung gelegte Horizontalebene würde die Wirbelsäule an der Grenze zwischen 1. und 2. Brustwirbel schneiden. Die Form der oberen Apertur ist ausgeprägte Nierenform (vgl. Fig. 18). Dorsal springt die Wirbelsäule etwas stärker in sie vor; ihr sagittaler

Fig. 17.



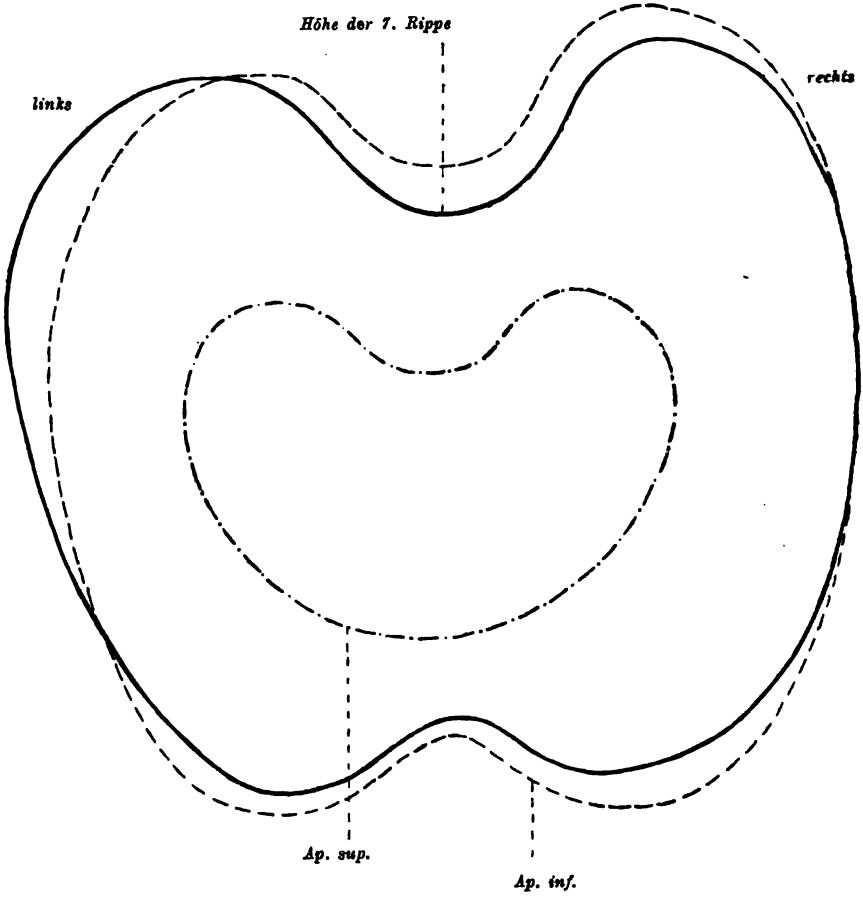
Aus einer Querschnittserie rekonstruiertes Modell des Thorax eines 32 mm langen menschlichen Embryo. Vergr. 11.

Durchmesser beträgt wenig mehr als die Hälfte des größten transversalen. Der letztere ist etwas ventralwärts von der Wirbelsäule abgerückt.

Digitized by Google

Die Apertura inferior, nunmehr auch ventral vollständig abgegrenzt, ist von querovaler Gestalt und stark geneigt.

Fig. 18.



Konturen des Cavum thoracis von Embryo 6 in verschiedenen Höhen. Vergr. 15.

Für den Thoraxindex läßt sich nach dem Gesagten eine weitere Vergrößerung gegenüber früheren Befunden voraussehen. Er verhält sich in den verschiedenen Höhen folgendermaßen:

Digitized by Google

Höhe	Maximaler transversaler Durchmesser cm	Sagittaler Durchmesser cm	Index
Apert. sup.	5,2	2,9	1,8
4. Rippe	8,2	5,2	1,6
7. Rippe	10,3	5,5	1,9
Apert. inf.	8,5	7,0	1,2

Die Messung der Längen der einzelnen Thoraxwände ergibt folgende Werte:

ventrale Wand 5,6 cm; laterale 11,3 cm; dorsale 10,5 cm

und daraus hervorgehend das Verhältnis

1 : 2,0 : 1,87.

Ventrale Thoraxwand. Von Sternalanlage und angrenzenden Abschnitten der sternalen und ersten asternalen Rippen zusammengesetzt bildet sie einen vollständigen ventralen Abschluß der Brusthöhle, indem die Sternalhälften da, wo sie nicht miteinander verschmolzen sind, sich doch in der Medianlinie berühren. Die Breitenausdehnung erhöht sie vom proximalen zum distalen Rande von 3 auf 7 cm. Distalwärts weicht sie beträchtlich in ventraler Richtung ab und tritt dadurch in starke proximale Convergenz mit der dorsalen Thoraxwand. Sie ist im allgemeinen sehr flach. Im distalen Teil bietet sie eine bisher unbekannte Erscheinung in dem Niveauverhältnis zwischen Sternum und ventralen Rippenabschnitten dar. Das erstere ist nämlich in größerer Ausdehnung gegenüber den letzteren dorsalwärts verlagert, so daß diese von ventral her zur Verbindung an jenes herantreten. Die Rücklagerung der Sternalanlage beginnt in der Höhe der 3. Rippeninsertion und setzt sich unter gleichmäßiger Verstärkung bis zur 7. fort. Die Niveaudifferenz zwischen der ventralen Sternalfläche und den ventralsten Punkten der entsprechenden Rippen beträgt hier nahezu 1 cm.

Sternalanlage. Die knorpeligen Sternalleisten sind bis in die Höhe der 3. Rippeninsertion median verschmolzen, wobei jedoch die ursprüngliche Trennung in den Querschnitten vom unteren Rand der 1. Sterno-costalverbindung an in Form einer medianen Zone mit etwas kleineren und dichter gelagerten Zellen noch angedeutet ist. Von der 3. Rippeninsertion an wird die Trennung auch äußerlich in Form einer sich zusehends vertiefenden medianen ventralen Rinne

Digitized by Google

sichtbar, zu welcher später eine ähnliche, nur flachere dorsale hinzutritt. Im Gebiet der 5. Sterno-costalverbindung findet bereits Berührung zwischen den medialen, einander entgegengewölbten Flächen der Sternalleisten, und zwar ungefähr an der Grenze zwischen dorsalem und mittlerem Drittel derselben statt. Gleich darauf wird die Trennung vollständig, indem sich eine dünne Schicht indifferenten Bindegewebes zwischen die Sternalleisten hineinschiebt. Verfolgt man letztere weiter distalwärts, so sieht man sie überraschenderweise sich nicht immer weiter voneinander entfernen, wie nach dem proximalen Verlauf zu erwarten wäre, sondern allmählich wieder in innigere Verbindung miteinander treten und schließlich aufs neue verschmelzen. In der Höhe der 7. Rippe ist die Sternalanlage wieder einheitlich geworden und setzt sich als solche in den Schwertfortsatz fort. Am proximalen Ende ist die unpaare Sternalanlage zu einem deutlichen Manubrium verbreitert, das jedoch geweblich gegen den Körperteil nicht abgegrenzt ist, wie überhaupt die knorpelige Kontinuität in der ganzen Länge der Sternalanlage nicht unterbrochen wird. Das Manubrium ist eine quergestellte Knorpelplatte, welche in der Höhe des oberen Randes der 1. Rippeninsertion die größte Breite (2,2 cm) besitzt und sich von da an distalwärts bis zur 2. Rippe auf die Hälfte verschmälert. Seine ventrale Fläche ist stark gewölbt, bildet proximal sogar einen medianen stumpfen Kiel; die dorsale erscheint dementsprechend konkav. Mit dem proximalen, flach konvexen Rande treten unmittelbar cranial von der Insertion der 1. Rippe die Schlüsselbeine in Verbindung. Die für die Aufnahme derselben bestimmten sternalen Gelenkflächen dehnen sich eine Strecke weit auf die Dorsalfläche des Manubrium aus. Gegen den Körperbezirk der Sternalanlage zu verliert sich die ventrale Wölbung, und das Manubrium erhält sowohl dorsal als auch ventral plane Begrenzungsflächen. Im Bereiche der vollständigen Trennung der Sternalhälften besitzen die letzteren cylindrische Form, lassen jedoch im Gebiet der Sterno-costalverbindungen immer noch die Überreste der ursprünglich herrschenden Rinnenform erkennen.

Das ganze Brustbein ist mit Ausschluß des Proc. ensiformis 6,2 cm lang.

Die 14 Sterno-costalverbindungen verteilen sich in normaler Weise zu je sieben auf eine Seite des Brustbeins. Die sie trennenden Intercostalräume verengern sich gleichmäßig in distaler Richtung; die letzten Rippeninsertionen kommen unmittelbar aneinander zu liegen. Gleichzeitig hat in der Reihe derselben eine fort-

Digitized by Google

schreitende Änderung des Abgangs der Rippen vom Sternum statt, wodurch er aus der latero-dorsalen Richtung, die er an der 1. Rippe innehält, zuerst in die rein laterale und dann in eine mehr und mehr ventro-laterale übergeführt wird. Diesem Vorgang verdankt der distale Sternalteil die beschriebene dorsale Lage. Mit ihm geht Hand in Hand eine Verlagerung der Sterno-costalverbindungen, welche von der lateralen bis auf die ventrale Fläche des Sternum bzw. der Sternalhälften rücken. Der letztere Zustand ist in der Insertion der 6. und 7. Rippe erreicht; dieselben verbinden sich mit der ventralen Sternalfläche unmittelbar neben der Medianlinie. Die knorpelige Kontinuität zwischen Rippen und Sternalanlage ist in allen Sterno-costalverbindungen mit Ausnahme der 1. durch median- bzw. dorsalwärts konvexe Schichten indifferenteren Bindegewebes unterbrochen. Die Absetzung wird in distaler Richtung gleichmäßig undeutlicher, indem jenes Bindegewebe, ursprünglich, d. h. an der 2. Rippeninsertion, aus vorwiegend spindelförmigen, intensiv karminrot gefärbten Zellen bestehend, immer mehr Ähnlichkeit mit dem benachbarten Knorpelgewebe gewinnt.

Episternalgebilde sind nicht mehr nachweisbar.

Proc. ensiformis. Er stellt die direkte distale Fortsetzung der Sternalanlage dar und ist vom Körperteil derselben geweblich nicht abgesetzt. In der proximalen Hälfte unpaar, 6 mm dick, teilt er sich später gabelig in zwei divergierende Zipfel, welche den aufsteigenden Schenkeln der beidseitigen 7. Rippen ungefähr parallel lateral-, distal- und etwas ventralwärts ziehen und nach 10 und 8 mm langem Verlaufe zugespitzt in allmählichem Übergang in das umliegende Bindegewebe enden, rechts 13, links 10 mm von der Spitze der 8. Rippe entfernt. Als der distalen Verlängerung der Sternalanlage kommt ihm die für jene konstatierte dorsale Lage gegenüber den ventralen Rippenabschnitten zu. Über seine linke obere Ecke hinweg zieht die 7. linke Rippe zur sternalen Verbindung empor.

Die Gesamtlänge des Schwertfortsatzes beläuft sich, vom distalen Rand der 7. Sterno-costalverbindung aus gemessen, auf 20 mm, also ungefähr ein Drittel der Länge des übrigen Sternum.

Laterale Thoraxwand. Ihre proximale Begrenzung nimmt beträchtlich geneigten Verlauf (vgl. Lage der Ap. sup.); die ventrale bildet eine dorsalwärts offene Kurve, die den Scheitel auf der 4. Rippe liegen hat und distal in der Spitze der 9., annähernd in derselben

Digitized by Google

Frontalebene endet, in der auch ihr craniales Ende gelegen ist. Distale und dorsale Begrenzung decken sich mit dem diesbezüglichen Befund am Embryo 5. Die distale Verbreiterung der Seitenwand ist sehr ausgiebig; sie erhöht deren transversale Ausdehnung von der 1. zur 7. Rippe auf genau das $2^1/_2$fache. Dagegen erscheint die Höhenzunahme in dorsaler Richtung gegenüber früher herabgesetzt.

Rippen. Sie verlaufen mit starker Neigung und starker caudaler Krümmung; in dieser Verlaufsänderung gibt sich der augenfälligste Unterschied gegenüber den früheren Objekten kund. Sämtliche Rippen, auch die proximalsten, haben sich mehr oder weniger weit von der horizontalen Verlaufsrichtung entfernt, wobei die Abweichung in distaler Richtung stetig zunimmt, und namentlich die vertebralen Rippenabschnitte betrifft, die durch einen auffallend steilen Verlauf ausgezeichnet sind. An allen Rippen nimmt das ventrale Ende eine merklich tiefere Lage als das dorsale ein. So liegt z. B. das ventrale Ende der 3. Rippe auf der linken Seite bei annähernd horizontaler Stellung des Thorax in gleicher Höhe mit dem dorsalen Ende der 7. Rippe. Caudalwärts gewölbten Verlauf weisen beiderseits die 3.—9. Rippe auf. Die 10. besitzt keinen deutlichen aufsteigenden Schenkel; an den absteigenden schließt sich ein kurzes, horizontal verlaufendes Stück an. Die 11. und 12. Rippe verhalten sich wie an allen früheren Objekten. Die caudal gerichtete Krümmung der Rippen hat an Intensität bedeutend zugenommen. An den distalsten erfolgt der Übergang der beiden Rippenschenkel ineinander unter beinahe rechtem Winkel, und eine das dorsale und ventrale Rippenende verbindende Gerade schneidet die 2. oder sogar 3. proximal vorausgegangene Rippe. Den vollständigsten caudalwärts konvexen Bogen beschreiben die 7. und 8. Rippe; an den distal folgenden ist die Vollständigkeit des Bogens durch die Reduction des ventralen Schenkels eingeschränkt.

Die Rippenform bietet gegenüber Embryo 5 nichts Neues, eine Eigentümlichkeit ausgenommen, welche das ventrale Ende der 10. Rippe zu erkennen gibt. Es ist rechterseits in einiger Entfernung von seiner Spitze durch eine scharfe mediale Abknickung gegen das dorsale Hauptstück abgesetzt. An jene Spitze schließt sich ein rundliches, etwa 3 mm dickes, bindegewebiges Gebilde an. Der äußerlichen, in einer circulären Einschnürung ausgesprochenen Abgrenzung vom Rippenende entspricht seine histologische Selbständigkeit; es ist rings durch tangential angeordnete spindelförmige Zellen nach

Digitized by Google

Art eines Perichondrium gegen die Umgebung abgegrenzt und imponiert als ein aus dem vorknorpeligen Ende der 10. Rippe hervorgegangenes Abschnürungsprodukt. An der entsprechenden linken Rippe ist in der Nähe der Spitze eine zweimalige Abknickung zu beobachten, eine dorsale in medialer und eine ventrale in lateraler Richtung; nach kurzem auf die letztere folgendem, rein ventralem Verlauf endet die Rippe ohne Störung der geweblichen Kontinuität.

An allen sternalen Rippen ist die Verknorpelung bis ans ventrale Ende vorgedrungen, wogegen die Spitzen der asternalen Rippen, insbesondere der distalen, unter ihnen noch nicht verknorpelt sind.

Die Intercostalräume sind teilweise, nämlich zwischen den proximalsten und distalsten Rippen durch große Weite, bis das Doppelte der Rippendicke betragend, ausgezeichnet, verhalten sich im übrigen wie am vorhergehenden Brustkorbe.

Zum ersten Male begegnen uns hier extrasternale Intercostalverbindungen zwischen sternalen Rippen. Ihr Vorkommen ist auf die distalsten derselben beschränkt, wo sie sich auf beiden Seiten zwischen 6. und 7. und 7. und 8. Rippe vorfinden. Sie liegen im Bereich der aufsteigenden Rippenschenkel, in distal zunehmenden und für beide Seiten annähernd übereinstimmenden Abständen von den ventralen Enden der betreffenden Rippen und sind durchschnittlich 1 cm breit. Die Art und Weise, wie die Verbindung selbst geschieht, ist proximal und distal eine etwas verschiedene. Proximal kommt sie dadurch zustande, daß vom distalen Rand der 6. Rippe ein breiter, aber kurzer knorpeliger Fortsatz der 7. Rippe entgegen und an deren Dorsalfläche hinunterwächst, worauf zwischen ihm und der letzteren eine schmale Bindegewebsschicht mit vorwiegend spindelförmigen, intensiv karminrot gefärbten Zellen den Zusammenhang herstellt. Die Ebene der Verbindung ist somit frontal eingestellt. Die distale Intercostalverbindung erfolgt in Abweichung davon zwischen dem medialen Rande der 7. und dem lateralen der 8. Rippe und besteht lediglich aus jenem bindegewebigen Zusammenhang ohne deutliche Fortsatzbildung von seiten der proximalen der beteiligten Rippen. An den ventralen Enden sind alle asternalen Rippen frei, den proximalen Nachbarn angenähert, wenn sie einen aufsteigenden Schenkel besitzen.

Die dorsale Thoraxwand schließt sich hinsichtlich des Verlaufs derjenigen des Embryo 5 an, gibt jedoch in einer Reihe wichtiger Merkmale die fortgeschrittenere Entwicklung kund: Die

Digitized by Google

Wirbelsäule prominiert nicht mehr um die Länge der Neuralbogen über die costalen Dorsalwandteile, sondern erscheint, und zwar am stärksten in den mittleren Thoraxpartien, zwischen sie eingesunken, so daß die dorsalsten Teile der Wirbelbogen und Rippen in nahezu dieselbe Frontalebene zu liegen kommen. Die Dorsalwand gewinnt dadurch eine auffallend flache Beschaffenheit.

Wirbelsäule. Die Wirbelkörper springen aus später zu erörternden Gründen stärker ins Cavum thoracis vor als an den früheren Objekten. Von ihnen gehen die Wirbelbogen in mehr oder weniger dorsaler Richtung ab, so zwar, daß sich am 1. Brustwirbel dorsal und lateral ungefähr das Gleichgewicht halten, distalwärts jedoch die erstere mehr und mehr die Oberhand gewinnt, bis an den drei letzten Brustwirbeln der Abgang in fast rein dorsaler Richtung erfolgt. Mit der dorsalen Verschiebung der Bogenbasis ist eine entsprechende Verlaufsänderung für den eigentlichen Neuralbogenteil verbunden, welch letzterer, auf der Bogenbasis senkrecht stehend, dadurch aus dem dorsalen in dorso-medialen, mit dem Bogen der andern Seite convergierenden Verlauf übergeführt wird. Auf diese Weise kommt die Annäherung der beidseitigen Bogenenden über der Dorsalfläche des Rückenmarks und damit ein wenigstens teilweiser Verschluß des Vertebralkanals zustande. Eine wirkliche Vereinigung der Neuralbogen hat noch nirgends stattgefunden. Der Abstand zwischen ihren dorsalen Enden ist jedoch im Bereich des 4.—7. Brustwirbels, wo die Annäherung den höchsten Grad erreicht hat, auf 1 mm reduziert.

Jede Neuralbogenhälfte trägt am dorsalen Ende eine Dornfortsatzanlage. Dieselbe geht von seinem caudalen Rande aus und erlangt in fast rein distalem Verlauf, etwas von der anderseitigen divergierend und sich verjüngend, am 4.—7. Brustwirbel die maximale Länge von 4 mm.

An den zehn ersten Brustwirbeln sind kurze, im Maximum 2 mm hohe Gelenkfortsätze entwickelt. Sie entspringen vom cranialen und caudalen Rand des Wirbelbogens, gleich nachdem derselbe den Querfortsatz abgegeben hat. Der distale Gelenkfortsatz jedes Wirbels wendet dem proximalen des nächstfolgenden die ventromediale Fläche zu, und ist von ihm durch eine dünne Schicht sehr zellreichen Bindegewebes mit meist spindelförmigen Zellen getrennt. In distaler Richtung gehen die Gelenkflächen aus der schiefen, dorso-medial geneigten allmählich in frontale Stellung über.

Die aufeinanderfolgenden Wirbelkörper sind durch bindegewebige

Digitized by Google

Intervertebralscheiben voneinander getrennt. Dieselben sind in der Umgebung der Chorda um das 2—3fache dünner als in der Peripherie und aus demselben halbknorpeligen Gewebe aufgebaut, wie es sich an dieser Stelle bei den Embryonen 2—4 vorfand. Im peripheren Teil zeigen sie die von Embryo 5 bekannte faserige Struktur.

Im Abgang der Rippen von der Wirbelsäule erscheint die am zuvor besprochenen Thorax angebahnte Veränderung in weiterer Ausbildung. Alle mit doppelter Wirbelsäulenverbindung ausgestatteten Rippen verlassen den Wirbelkörper in mehr oder weniger ausgeprägt dorsaler Richtung. In dieser Beziehung sind in den verschiedenen Höhen der Brustwirbelsäule ganz analoge Unterschiede wahrnehmbar, wie sie sich in der Richtung der Bogenbasen darboten, welch letztere ja durch jene Veränderungen bestimmt ist. In der costo-transversalen Verbindung gehen die mittleren Rippen in lateralen, die proximalen und einige distalste in ventro-lateralen Verlauf über. Durch den beschriebenen Verlauf der vertebralen Rippenabschnitte ist das Zustandekommen je einer an der Innenfläche der Dorsalwand zur Seite der Wirbelsäule gelegenen Furche bedingt, welche ihrerseits das stärkere Vorspringen der Wirbelsäule in die Brusthöhle hinein und die große äußere Abflachung der Dorsalwand zur Folge hat. Die Furchen sind in den mittleren Thoraxpartien am tiefsten, verflachen sich etwas gegen das distale und insbesondere das proximale Ende zu.

Selbständige Rippenanlagen gehen sowohl den Hals- als auch den Lendenwirbeln ab.

Embryo 7.

Scheitelsteißlänge 37 mm. Fixation in 4%igem Formalin. Färbung mit Parakarmin und Jodgrün. Vergrößerung des Modells $12^1/_2$. Höhe desselben 14,5 cm.

Mit Rücksicht auf die äußere Form reiht sich dieser Thorax unmittelbar an den vorausgegangenen an, mit dem er überhaupt in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt. In distaler Richtung erweitert er sich bis in die Höhe der 5. Rippe; die Zone maximaler Weite umfaßt 5.—8. Rippe. Auf sie folgt wiederum eine deutliche distale Verschmälerung im transversalen Durchmesser. Die dorsoventrale Abplattung hat, insbesondere proximal, noch zugenommen. Die rechte Thoraxhälfte ist etwas umfangreicher als die linke. Die dadurch bedingte Asymmetrie wird noch verstärkt, indem die rechte Seitenwand im ventro-distalen Teil, in der Gegend der 6.—9. Rippe,

Digitized by Google

im Gegensatz zu der lateralwärts gewölbten linken plattgedrückt ist und dann fast rechtwinklig in die Ventralwand abgeknickt erscheint. Da eine entsprechende Abplattung auch an der Körperoberfläche zu beobachten ist, so handelt es sich höchstwahrscheinlich um eine künstliche Deformation. Ob die flache Furche, welche in der Höhe des Proc. ensiformis in transversaler Richtung über die ventrale Thoraxwand hinwegzieht, auf ähnliche Ursachen zurückzuführen ist, läßt sich nicht entscheiden; es erscheint mir jedoch wahrscheinlich.

Die Apert. sup. liegt nur wenig geneigt, ist nierenförmig, in querer Richtung noch beträchtlicher als am vorhergehenden Objekt ausgedehnt. Ihr maximaler transversaler Durchmesser, der von Wirbelsäule und Manubrium sterni ungefähr gleich weit entfernt ist, mißt mehr wie die doppelte Länge des sagittalen.

Ein ganz andres Bild bietet die Apert. inf. dar. Ihr sagittaler Durchmesser ist größer als der transversale. Dorsal springt der 12. Brustwirbel weit in sie vor. Die seitlichen Begrenzungen verlaufen einander parallel ventralwärts, um dann spitzwinklig in der Richtung gegen den Schwertfortsatz zu convergieren. Dabei zeigen beide Seiten wieder etwas abweichendes Verhalten insofern, als rechts die Convergenz erst später, d. h. in einem ventraler gelegenen Punkte beginnt, dann aber hochgradiger ist als links. Die Ursache dieser Asymmetrie ist in der beschriebenen Abplattung der Seitenwand zu suchen.

In Übereinstimmung mit der starken dorso-ventralen Abplattung des Brustkorbes sind die Werte für den Index durchgehends relativ große (siehe Tabelle).

Höhe	Maximaler transversaler Durchmesser cm	Sagittaler Durchmesser cm	Index
Apert. sup.	7,5	3,2	2,34
4. Rippe	11,2	6,6	1,7
7. Rippe	12,2	6,9	1,7
Apert. inf.	8,3	9,2	0,9

Im Vergleich mit den früheren Befunden fällt die erhebliche Differenz auf, welche in dieser Hinsicht zwischen proximalem und distalem Thoraxabschnitt besteht. Möglicherweise hängt die relativ geringe quere Ausdehnung des letzteren ebenfalls mit der Abplattung der rechten Seitenwand zusammen.

Digitized by Google

Für die Längen der Thoraxwände ergibt sich folgendes Verhältnis:

ventrale:		laterale:		dorsale:
= 6,8	:	14,8	:	12,8
= 1	:	2,2	:	1,8

Die ventrale Thoraxwand unterscheidet sich im allgemeinen Verhalten in nichts Wesentlichem von derjenigen des Embryo 6.

Sternalanlage. Die Verschmelzung der knorpeligen Sternalleisten ist weiter distalwärts, bis in die Höhe der 4. Rippeninsertion, fortgeschritten; von da an findet bis zum distalen Ende Berührung zwischen ihnen statt. Die proximale Hälfte der Sternalanlage ist gegenüber der distalen deutlich vertebralwärts abgeknickt; die Knickungslinie verbindet die 3. linke mit der 4. rechten Rippeninsertion. Das Manubrium sterni ist flach ventralwärts gewölbt, doppelt so breit wie der anstoßende Teil des Körpers, in den es sich ohne gewebliche Absetzung fortsetzt. Sein proximaler Rand ist kräftig gewölbt und überragt den cranialen Rand der 1. Rippeninsertion um $^1/_3$ der ganzen Manubriumhöhe. Mit seinen seitlichen abfallenden Teilen verbinden sich die Claviculaenden in gleicher Weise wie beim Embryo 6. Im Bezirk des Corpus sterni ist in distaler Richtung eine geringfügige Verschmälerung zu beobachten; der dorso-ventrale Durchmesser verändert sich nicht merklich.

Die Sternalanlage gewährt auf beiden Seiten sieben Rippen Ansatz. Sämtliche Rippeninsertionen der linken Seite sind gegenüber den gleichnamigen der rechten etwas distalwärts verschoben. Die Zwischenräume zwischen den aufeinanderfolgenden Sterno-costalverbindungen verkleinern sich gleichmäßig vom ersten, der einer Rippendicke entspricht, bis zum letzten. Die distalsten sternalen Rippen liegen mit ihren ventralen Abschnitten in größerer Ausdehnung aneinander. Hinsichtlich der Abgangsrichtung der Rippen von der Sternalanlage bestehen die für Embryo 6 gemachten Angaben zu Recht. Die Niveaudifferenz zwischen ventraler Sternalfläche und ventralstem Punkt der Rippe erscheint jedoch gegenüber dort bedeutend vermindert; sie beträgt in der Gegend der 7. Rippeninsertion nur noch einige Millimeter. Dagegen ist auch an diesem Thorax die allmähliche Verschiebung der Sterno-costalverbindung von der lateralen auf die ventrale Sternalfläche, in distaler Richtung wahrzunehmen.

Die knorpelige Kontinuität ist rechts zwischen Manubrium sterni

Digitized by Google

und 1. Rippe nur in einem beschränkten distalen Bezirk unterbrochen durch einen Bindegewebskeil, der sich von der dorsalen Fläche her einschiebt. Auf der linken Seite treffen wir in der Verbindung mit der 1. Rippe gerade umgekehrtes Verhalten, indem die letztere durch eine von dorsal-lateral nach ventral-medial verlaufende Bindegewebsschicht fast überall vom Manubrium abgetrennt ist und nur an einer kleinen Stelle proximal und ventral der knorpelige Zusammenhang sich erhalten hat. Ähnliche Zustände bieten die 5. linke und 6. rechte Sterno-costalverbindung dar, an denen ebenfalls proximo-dorsale Trennung und disto-ventraler Übergang bestehen. In allen übrigen zeigt sich die Rippe durch eine medial bzw. dorsal gewölbte Bindegewebsschicht vom Sternum vollständig abgetrennt. Die Trennung ist durchwegs ventral am unschärfsten. Das trennende Bindegewebe besteht aus dicht gelagerten, spindelförmigen, intensiv mit Karmin gefärbten Zellen.

Episternalgebilde fehlen.

Jede Sternalleiste setzt sich distalwärts ohne gewebliche Absetzung in je eine Hälfte der Schwertfortsatzanlage fort. Dieselben verlaufen, proximal einander berührend und distal wenig divergierend, caudal- und etwas ventralwärts; sie enden, 3 mm voneinander entfernt, mit unverknorpelten Spitzen. Proximal zieht über die linke Hälfte wieder die 7., über die rechte die 8. Rippe hinweg, welch letztere, mit der Spitze dem medio-ventralen Rande der 7. innig angelagert, in einiger Entfernung von derselben mit der ventro-lateralen Fläche des Schwertfortsatzes in lockere Verbindung tritt. Die linke 8. Rippe entbehrt einer solchen. Beide Schwertfortsatzhälften erreichen eine Länge von 16 mm, was $^1/_5$ der Länge des übrigen Sternum gleichkommt.

Laterale und dorsale Thoraxwand bieten ebenfalls fast vollständig mit den Befunden am Embryo 6 übereinstimmende Zustände dar. Ich beschränke mich daher darauf, die von jenen abweichenden Verhältnisse zu erwähnen. Von diesen sei in erster Linie die Verstärkung der cranio-caudalen Rippenkrümmung angeführt. Mit Ausnahme des ersten und der zwei letzten Paare weisen alle Rippen caudalwärts gewölbten Verlauf auf. Die stärkste Krümmung zeigen die letzten sternalen und die ersten asternalen Rippen. Dieselbe übertrifft die maximale Krümmung früherer Stadien. Dorsales und ventrales Ende der 7. Rippe z. B. werden durch eine Gerade verbunden, welche durch den Körper der 4. Rippe hindurch-

Digitized by Google

zieht. Indem die Rippenkrümmung in dieser Weise sich verstärkt, gewinnt auch die distale Seitenwandgrenze einen entsprechend stärker gewölbten Verlauf und damit Hand in Hand gehend die Seitenwand eine bedeutendere Höhenausdehnung. Die dorsale Thoraxwand bleibt in dieser Hinsicht immer mehr hinter der Seitenwand zurück.

Extrasternale Intercostalverbindungen bilden die 6. bis 9. Rippe im Bereich der aufsteigenden Schenkel. Die rechtsseitigen sind durchschnittlich breiter als die linksseitigen, diese durchschnittlich doppelt so weit wie jene von der Sternalleiste entfernt. Bezüglich der histologischen Verhältnisse entspricht die zwischen 6. und 7. Rippe gelegene Intercostalverbindung der gleichnamigen des Embryo 6. Die distal folgende verhält sich auf der linken Seite ebenso; rechts dagegen kommt es in ihrem distalen Bezirk zu einem direkten knorpeligen Übergange, in welchem eine linienförmige Zone mit kleineren Zellen die Stelle markiert, an der der Fortsatz der 7. Rippe mit der dorsalen Fläche der 8. sich vereinigt hat. Die distalste Intercostalverbindung findet zwischen dem ventro-medialen Rand der 8. und dem latero-dorsalen Rand der 9. Rippe statt, ist rein bindegewebig und überhaupt lockerer als die vorhergehenden. Die Spitzen der asternalen Rippen sind frei von einer innigeren Verbindung mit benachbarten Rippen; sie sind den letzteren jedoch innig angelagert, soweit es sich um solche handelt, die einen aufsteigenden Schenkel besitzen. Letzterer fehlt wieder den beiden letzten Rippenpaaren. Die 10. Rippe endet nicht neben dem distalen, sondern rechts neben dem medialen, links neben dem lateralen Rande der 9. Rippe. In der Verlängerung der 11. Rippe ist auf der rechten Seite, 15 mm von der Spitze jener entfernt, eine ähnliche Vorknorpelinsel zu beobachten, wie sie uns von Embryo 4 her bekannt sind. Wiederum von länglich ovaler Gestalt mißt sie in der Längsachse, welche die Fortsetzung der Rippenachse darstellt, 3 mm, in der Dicke 2 mm.

An der Wirbelsäule zeigt sich der Verschluß des Vertebralkanals einen Schritt weiter gediehen. Im Bereich des 4.—8. Brustwirbels beginnen sich die Neuralbogenanlagen bereits dorsal über dem Rückenmark zu vereinigen. Die Verschmelzung nimmt ihren Ausgang von den proximo-dorsalen Ecken derselben. Distal und ventral besteht noch die Trennung. Die Anlagen der Dornfortsätze stimmen, abgesehen davon, daß sie etwas länger sind, vollständig mit denjenigen des Embryo 6 überein. Wie jene sind sie noch durchwegs paarig.

Digitized by Google

Die Furchen seitlich von der Wirbelsäule sind insbesondere in den mittleren Thoraxabschnitten etwas tiefer geworden; damit in Zusammenhang ist auch die dorsale Abdrängung der Wirbelbogenbasen etwas beträchtlicher. Eine Ausbuchtung der costalen Dorsalwand dorsal über die Ebene der Costo-transversalverbindungen hinaus läßt sich auch hier nicht nachweisen.

In Wirbeln und Rippen hat die Verkalkung des Knorpels große Ausdehnung gewonnen, eigentliche Verknöcherung noch nicht begonnen.

II. Teil.

Zusammenfassende Darstellung der Befunde.

A. Umformungsvorgänge, welche sich am menschlichen Thorax während des 2. Fötalmonats vollziehen, mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der ventralen Thoraxwand.

Es werden in der folgenden Darlegung neben den Formverhältnissen des Thorax, auf welche sich dieselbe in erster Linie bezieht, auch einige abliegende Punkte berührt werden, über welche noch widersprechende Ansichten herrschen. Die Spärlichkeit des menschlichen Untersuchungsmaterials aus so frühen Entwicklungsperioden macht eine möglichste Ausnützung jedes Objektes wünschenswert. Die aus den vorgeführten Befunden sich ergebende Schilderung des genannten Umformungsprozesses ist wegen der Lückenhaftigkeit der Stadienreihe, die mir zur Verfügung stand, in vielfacher Hinsicht leider unvollständig und verdient daher eher eine Skizzierung als eine erschöpfende Darstellung geheißen zu werden.

Die Vergleichung der verschiedenen Entwicklungsstadien läßt zunächst die Tatsache deutlich hervortreten, daß die Entwicklung nicht in allen Richtungen gleich rasch fortschreitet, daß vielmehr eine gewisse zeitliche Unabhängigkeit zwischen den einzelnen Entwicklungsvorgängen bestehen kann. Das primitive Verhalten herrscht in einer bestimmten Richtung und schließt die höhere Entwicklung in einer andern Richtung nicht aus. So kann ein Embryo bezüglich der äußeren Form einen fortgeschrittenen Zustand darbieten, während die Entwicklung des Brustbeines auf einer ebenso tiefen oder noch tieferen Stufe steht, wie sie ein andrer Embryo mit primitiverer äußerer Form aufweist. Insbesondere herrscht auch zwischen Körpergröße und Entwicklungsstufe keine absolut strenge Beziehung, wofür der Embryo 3 einen Beleg bildet.

Digitized by Google

Im Anfang der fünften Fötalwoche, welchem Alter das jüngste der untersuchten Stadien entspricht, erscheint der ganze Thorax mit Ausnahme der Wirbelkörperbezirke aus Vorknorpel aufgebaut. Wirbelsäulen- und Rippenanlage bilden eine gewebliche Kontinuität. Die durch die Rippen repräsentierte Anlage der lateralen Thoraxwand erreicht eine nur geringe Ausdehnung und verläuft von der Wirbelsäule direkt ventro-lateralwärts. Eine Sternalanlage findet sich weder als eine die ventralen Rippenenden verbindende Leiste noch in irgendeiner andern Form vor. In den Wirbelkörpern beginnt die Verknorpelung. Sie geht von paarigen Centren aus, die, zu beiden Seiten der Chorda gelagert, kurze Zeit noch durch ein sagittal verlaufendes Septum aus indifferenterem Bindegewebe voneinander getrennt sind. Dieses Septum läßt sich in gleicher Deutlichkeit ventral und dorsal von der Chorda erkennen (vgl. Fig. 3), so daß der Zustand, in dem eine die letztere ventral umfassende Knorpelbrücke die beidseitigen Knorpelcentren untereinander verbindet, bereits als ein sekundärer zu bezeichnen ist, dessen Vorkommen, wie es FROBIEP an Rindsembryonen von 12 mm Länge konstatiert hat, beweist, daß die Verschmelzung früher ventral als dorsal von der Chorda erfolgt.

Ähnliche Knorpelkerne entwickeln sich fast gleichzeitig in den Neuralbogen- und Rippenanlagen, und zwar an beiden Orten selbständig, ohne Zusammenhang mit dem Körperknorpel. Diesen erreicht der Neuralbogen sekundär, während für die Rippe in keinem Stadium eine Kontinuität mit dem Wirbelknorpel beobachtet wird. Ebensowenig konnte auch BARDEEN ('05) einen solchen beim Menschen nachweisen. Wenn es trotzdem auch beim menschlichen Embryo vorübergehend, wie HOFFMANN ('77) und SCHULTZE ('97) und auf letzteren Autor gestützt SCHAUINSLAND ('05) angeben, zur Ausbildung eines knorpeligen Zusammenhanges zwischen Wirbelsäule und Rippe kommt, sei derselbe vertebral (SCHULTZE) oder intervertebral (HOFFMANN) gelegen, so dürfte darin kein primärer Zustand zu sehen sein. Darauf deuten die Verhältnisse hin, die ich an einem zweiten Embryo der hiesigen embryologischen Sammlung (390 J 4), welcher in der Entwicklung im übrigen ungefähr mit Embryo 1 übereinstimmt, konstatieren konnte. Derselbe zeigt in einer ganzen Anzahl proximaler Rippenanlagen selbständige Knorpelcentren entwickelt, die in der Gegend der späteren Costo-transversalverbindung liegen, sich von da noch etwas ventralwärts in die Rippe ausdehnen und vom knorpeligen Wirbelkörper durch eine breite Vorknorpelschicht getrennt

Digitized by Google

sind. Dasselbe Objekt bildet auch einen Beleg für die selbständige Verknorpelung der Neuralbogen, die in neuerer Zeit von HAGEN ('00) geleugnet worden ist, welcher die letzteren von den Wirbelkörpern aus verknorpeln läßt.

Indem der knorpelige Wirbelkörper sich bei seinem Wachstum namentlich cranialwärts ausdehnt, wird allmählich auch der angrenzende Teil der Bogenanlage in die Verknorpelung hineinbezogen. Darüber, ob derselbe in ganzer Dicke in Knorpel umgewandelt wird, ob mit andern Worten auch für den Menschen ein embryonales Stadium existiert, in welchem die Chorda von einem kontinuierlichen Knorpelrohr umgeben ist, gehen die Angaben in der Literatur sehr auseinander. HOFFMANN ('77—'78) nimmt, indem er an einem menschlichen Embryo den kontinuierlichen Zusammenhang zwischen knorpeliger Rippe und knorpeliger Intervertebralscheibe beschreibt, die kontinuierliche Verknorpelung der ganzen Wirbelsäule an. In derselben entstehen die definitiven Zwischenwirbelbänder erst sekundär durch Rückdifferenzierung des Knorpelgewebes. Bei KÖLLIKER ('79) finde ich über diesen Punkt folgende Angabe: »Die Zwischenwirbelbänder stehen den knorpeligen Wirbelkörpern anfangs im Baue sehr nahe und entwickeln auch später, wenn das Bindegewebe schon entschiedener in ihnen auftritt, neben demselben reichliches Knorpelgewebe.« SCHULTZE ('97) konnte den Befund von HOFFMANN bezüglich der knorpeligen Kontinuität der Wirbelsäule bestätigen, und seine Angaben hat auch SCHAUINSLAND acceptiert. Dagegen vertritt BARDEEN in einer neuesten Arbeit ('05) die Ansicht, daß es zu einer Verschmelzung der aufeinanderfolgenden Wirbelkörper zu einer kontinuierlichen Knorpelsäule beim Menschen nicht mehr zu kommen scheine. Meine eignen diesbezüglichen Befunde an Embryo 5 schließen sich den Resultaten von HOFFMANN und SCHULTZE an, indem sich dort wie bekannt die sieben ersten Brustwirbel knorpelig untereinander verbunden fanden. Der knorpelige Zusammenhang beschränkte sich auf die Nachbarschaft der Chorda, enthielt jedoch deutliche Knorpelkapseln. An einem wenig älteren Stadium hätte man, entsprechend dem Fortschreiten der Entwicklung in distaler Richtung, höchst wahrscheinlich dieselben Verhältnisse auch in der distalen Brustregion beobachten können.

In den Rippenanlagen schreitet die Verknorpelung rasch sowohl vertebral- als auch namentlich ventralwärts fort, während gleichzeitig an der vorknorpeligen Rippenspitze ein intensives Wachstum statthat. Die Verlaufsrichtung der Rippen ist anfangs ziemlich genau

Digitized by Google

horizontal, in der seitlichen Krümmung bestimmt durch Größe, Form und Lagerung der Organe, die sie umwachsen. Indem sie sich deren Konturen innig anschmiegen, bilden sie den medianwärts konvexen Bogen, wie er für die Großzahl der Rippen des Thorax 2 beschrieben wurde und die für jene primitive Thoraxform (Fig. 4) charakteristische seitliche Einziehung hervorbringt. Denn die letztere stellt, wie später ausführlicher erörtert werden soll, nichts andres als das Produkt einer genauen Anpassung des Thoraxskelets an die Oberflächen der eingeschlossenen Eingeweide dar.

Um diese Zeit sind die ventralen Enden der proximalen Rippen, die mit Ausnahme des ersten, in distal zunehmender Ausdehnung noch unverknorpelt sind, bereits jederseits untereinander durch einen Vorknorpelstreifen in Verbindung, der die erste Anlage der Sternalleiste repräsentiert und als solche den ventralen Abschluß der seitlichen Thoraxwand bildet. Die beidseitigen Sternalleisten verlaufen, überall durch einen ansehnlichen Abstand voneinander getrennt, distalwärts deutlich divergierend und gleichzeitig von der Wirbelsäule sich etwas entfernend. Sie sind rinnenförmig; die konvexe Fläche wenden sie ventralwärts, die konkave den Rippenenden zu.

Den Vorgang der Bildung der vorknorpeligen Sternalleiste von den Rippen aus gestatteten die mir zur Verfügung stehenden Stadien nicht zu verfolgen. Doch kann über den costalen Ursprung jener kein Zweifel bestehen. Das beweist die Tatsache, daß sie auch in den frühesten Stadien, nie anders als in innigstem geweblichem Zusammenhang mit den Rippenenden angetroffen wurde. Wäre die Verbindung mit den letzteren, wie PATERSON ('01, '02, '04) behauptet, eine sekundäre, so müßte man erwarten, die Sternalanlage an solchen Objekten, wo sie proximal bereits mit einer, aber noch nicht der definitiven Anzahl von Rippen in Verbindung steht, jenseits der letzten dieser Sterno-costalverbindungen in selbständiger, des costalen Zusammenhanges entbehrender Ausbildung vorzufinden. Ähnliche Verhältnisse würden sich auch für die ganze Sternalanlage solcher Stadien ergeben, die wie unser Embryo 1 noch gar keine paarigen, mit Rippen zusammenhängende Sternalleisten besitzen. Beides ist mir nicht nachzuweisen gelungen. Ich fand die Sternalanlage nie anders als in Zusammenhang mit Rippen. Wo sie sich, wie an Embryo 4, noch nicht über die definitive Rippenzahl erstreckte, fand sie mit der distalsten Sterno-costalverbindung ihr distales Ende.

Digitized by Google

Daß die Bildung der vorknorpeligen Sternalleisten ebenso, wie G. Ruge ('80) in seiner grundlegenden Arbeit über die Entwicklung des Brustbeines für die knorpeligen dargetan hat, an der 1. Rippe beginnt und dann distalwärts fortschreitet, geht einerseits aus ihrer größeren Mächtigkeit in jener Gegend, anderseits daraus hervor, daß diejenigen der später sternalen Rippen, die den Anschluß an die Sternalleiste noch nicht erreicht hatten, immer distale waren. Es ist jedoch anzunehmen, daß sich die Sternalleiste sehr rasch über die definitive Anzahl von Rippen erstreckt; denn unter den drei modellierten Brustkörben mit vorknorpeliger Sternalanlage wurde nur ein einziges Mal ein einseitiger Zusammenhang mit nur sechs Rippen beobachtet.

Auf der vorknorpeligen Stufe scheinen die Sternalleisten während einiger Zeit zu verharren; wir finden sie bei Embryonen von 15 bis 23 mm Scheitelsteißlänge vor. In diese Periode fallen in zwei Richtungen wichtige Veränderungen am Thoraxskelet. Die eine besteht darin, daß die Verschmelzung der Sternalleisten sich einleitet; die andre betrifft die äußere Form des Brustkorbes.

Die eigentliche Verschmelzung der Sternalleisten erfolgt erst nach deren Verknorpelung; sie ist von G. Ruge ausführlich dargelegt worden. Es sind hier einige Bemerkungen über den Vorgang der gegenseitigen Annäherung der ursprünglich weit voneinander entfernten Sternalleisten und über die Beziehung des zeitlichen Beginnes dieses Vorganges zum Verhalten der Brusteingeweide einzufügen. Die Annäherung beginnt an den proximalen Enden der Sternalleisten. Dadurch erhalten diese in den distalen Abschnitten die bedeutende Divergenz, wie sie von den Embryonen 3 und 4 bekannt ist. Nach der Darstellung G. Ruges wird die Annäherung in erster Linie durch eine lebhafte Zellwucherung an der Grenze zwischen Rippe und Sternalleiste ermöglicht, durch welche die letztere medianwärts der anderseitigen entgegengedrängt wird. Es erhebt sich nun die Frage, ob vielleicht auch die an Thorax 3 und 4 von mir beobachteten medialen Fortsätze der Sternalleisten (Fig. 11 und 12) dabei eine Rolle spielen, in dem Sinne, daß durch sie die Umwandlung des die Sternalhälften trennenden indifferenten Bindegewebes in Vorknorpelgewebe bewirkt wird. Daß die schließliche Vereinigung nicht nur auf diesem Wege bewerkstelligt wird, ist auf den ersten Blick daraus ersichtlich, daß in diesem Falle das definitive Sternum sich entsprechend der distalen Divergenz der Sternalleisten vom proximalen zum distalen Ende kontinuierlich verbreitern und hier

Digitized by Google

eine transversale Ausdehnung erreichen müßte, die etwa das Zehnfache der proximalen betragen würde. Außerdem scheint es mir mit einer derartigen Deutung jener Fortsätze unvereinbar zu sein, daß sich an älteren Stadien mit proximal bereits unpaarem knorpeligem Sternum zwischen den distalen noch unverschmolzenen Hälften eine jenen entsprechende Verbindungsbrücke nie vorfand. Es scheint sich somit in ihnen um vorübergehende Bildungen zu handeln, deren Bedeutung vorläufig völlig unklar ist. Sie verdienen jedoch noch aus einem andern Grunde Beachtung. Durch ihre proximale Verschmelzung führen sie zur Bildung einer unpaaren, medianen, vorknorpeligen Sternalanlage. Nun bezeichnet PATERSON nach den Ergebnissen seiner Untersuchungen über die Entwicklung des Brustbeins eine ebensolche unpaare Anlage als das ursprünglichste Stadium in diesem Entwicklungsgange. Nach seinen Angaben vollzieht sich der letztere kurz skizziert in folgender Weise: Die erste Anlage des Sternum tritt auf in der Form einer »dense conglomeration of mesoblastic cells occupying the anterior part of the thoracic wall in the middle line, and tapering off posteriorly: disappearing as a separate structure about the middle in length of the thoracic wall«. Sie steht in direktem Zusammenhang mit dem ventralen Ende der Schultergürtelanlage, ist jedoch an keiner Stelle mit Rippen verbunden, was PATERSON veranlaßt, das Sternum nicht von den Rippen, sondern vom Schultergürtel abzuleiten. In einem wenig älteren Stadium erscheint die Sternalanlage nur noch im Bereich des Prästernum (Manubrium sterni) unpaar; das Mesosternum dagegen präsentiert sich in Gestalt von paarigen »Mesoblastzellenstreifen«, welche den verdichteten Randzonen der primären unpaaren Anlage entsprechen und in der Mittellinie durch eine Zone mit lockerer aneinander gelagerten Zellen getrennt werden. Diese Streifen haben nun auch den Anschluß an eine Anzahl von Rippen gewonnen. Darauf erfolgt wieder mediane Vereinigung derselben zu einem unpaaren »zelligen« Sternum, in welchem später von den intercostalen Randpartien ausgehend die Verknorpelung beginnt.

Zu dieser Darstellung verhalten sich meine Befunde folgendermaßen: Mit Rücksicht auf das Vorkommen einer von Rippen unabhängigen Sternalanlage habe ich dieselben bereits gekennzeichnet; sie ließen ein dem Stadium I von PATERSON entsprechendes Verhalten nicht konstatieren. Übrigens gelang auch PATERSON selbst dessen Nachweis für den menschlichen Embryo nicht; er schließt auf dasselbe lediglich aus Analogie zu seinen Beobachtungen an

Digitized by Google

Rattenembryonen. Dagegen bieten sich an den Embryonen 3 und 4 Zustände dar, welche ungefähr mit dem Stadium II von PATERSON übereinstimmen; wie hier geht an denselben ein proximal unpaares zelliges Sternum distalwärts in paarige divergierende Sternalleisten über, welche durch eine mediane Zone lockereren Bindegewebes getrennt sind. Nach PATERSON ist dieser mediane Bezirk als der Überrest der primären unpaaren Sternalanlage zu betrachten, in welcher die eigentlichen Sternalleisten durch Verdichtung sich herausdifferenziert haben; er stellt somit den ältesten Teil der Sternalanlage dar. Eine Vergleichung meiner Objekte führt zum gerade entgegengesetzten Schlusse; denn einmal fehlt den zwei jüngsten derselben eine mediane Sternalanlage vollständig, trotzdem das eine derselben bereits eine paarige Sternalanlage in Form wohl entwickelter Sternalleisten besitzt. Die Sternalleisten bzw. die ventralen Rippenenden beider Seiten erscheinen durch ein Bindegewebe voneinander geschieden, das sich in nichts vom umgebenden Körperbindegewebe unterscheidet. Dieselben Verhältnisse lassen sich auch an den distalen Sternalleistenabschnitten der Embryonen 3 und 4 wahrnehmen, wo ebenfalls eine mediane Zone durchaus indifferenten embryonalen Bindegewebes zwischen die divergierenden Sternalleistenfortsätze eingelagert ist. Nur im Bereich der 1. Rippe ist es durch die gegenseitige Annäherung der Sternalleisten zur medianen Verschmelzung ihrer Fortsätze und damit zur Bildung einer unpaaren Sternalanlage gekommen. Man wird in Übereinstimmung mit der Erfahrung, daß alle Entwicklungsvorgänge am Sternum dessen proximales Ende am frühesten betreffen, den unpaaren Zustand des proximalen Sternalabschnittes als sekundären, den paarigen des distalen als primären auffassen müssen. Außerdem ist der mediane Bezirk der unpaaren Sternalanlage durch die größere gewebliche Indifferenz gegenüber dem umgebenden Bindegewebe als jüngere Bildung charakterisiert. Alle diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß in der Tat die paarige Sternalanlage in Form der mit den Rippen zusammenhängenden Sternalleisten als die primäre anzusehen ist, aus welcher die unpaare sekundär durch mediane Verschmelzung hervorgeht.

Mit den Angaben von PATERSON stimmen meine Befunde darin überein, daß es mir ebensowenig wie ihm gelang, die Sternalanlage scharf gegen diejenige der Clavicula abzugrenzen. Vielmehr konnte stets nur ein allmählicher geweblicher Übergang der einen in die andre unter Vermittlung der als Episternalgebilde beschriebenen Teile

Digitized by Google

konstatiert werden. Ob sich die Abgrenzung auch in sagittalen, zur Entscheidung dieser Frage eher geeigneten Schnitten als unmöglich erweisen wird, muß dahingestellt bleiben. Doch wird der costale Ursprung der Sternalanlage auch in diesem Falle nicht in Frage gestellt.

Bezüglich des Zeitpunkts, in welchem die gegenseitige Annäherung der Sternalleisten proximal beginnt, ergibt sich aus der vergleichenden Betrachtung der Embryonen 1—4 eine direkte Abhängigkeit von Zuständen, welche die eingeschlossenen Organe betreffen. Die Hauptbedeutung kommt dabei dem Herzen zu, das bereits um diese Zeit funktionsfähig und kräftig entwickelt in hohem Grade die Formverhältnisse des Thoraxskelets beeinflußt. Bekanntlich macht dasselbe in frühen ontogenetischen Entwicklungsperioden eine Wanderung vom Ort seiner Entstehung, der Kopfregion, nach dem Ort seiner definitiven Lage, der Thoracalregion, durch. Es war nun von vornherein zu erwarten, daß diese Lageverschiebung, falls sie nicht um diese Zeit bereits abgeschlossen sein würde, etwelchen Einfluß auf die Entwicklungsvorgänge am Thorax ausüben müßte. Diese Vermutung hat in den tatsächlichen Verhältnissen Bestätigung gefunden. Es ist ohne weiteres zu verstehen, daß bei einer Lagerung des Herzens, wie sie sich bei Embryo 2 darbietet, eine Annäherung der proximalen Sternalleistenenden unmöglich ist. Indem das Herz, aus dem Thorax z. T. noch ventral herausragend, in der Mitte zwischen den Sternalleisten liegt, drängt es sie mit der ganzen ventralen Partie der seitlichen Thoraxwände in der früher beschriebenen Weise auseinander. Die Sternalleisten sind demgemäß auch proximal durch eine ansehnliche Entfernung voneinander geschieden. Der Höhenstand des Herzens ist ein derartiger, daß die obere Herzgrenze ziemlich genau mit dem cranialen Rande der 1. Rippe zusammenfällt. Vergleichen wir mit diesen Verhältnissen die entsprechenden der zwei nächst älteren Stadien 3 und 4, so ergibt sich das Folgende. An beiden Stadien sind die proximalen Sternalleistenenden einander bis auf kleinere Abstände genähert; an 3 ist die Annäherung noch um ein weniges hochgradiger als bei 4. Gleichzeitig zeigt sich das Herz deutlich distalwärts verschoben; seine craniale Grenze liegt für Embryo 3 in der Höhe der 2. Rippe, für Embryo 4 im 2. Intercostalraum. Distal von der Stelle der stärksten Annäherung ragt das Herz bei Embryo 3 noch immer aus dem Thorax hervor; und in abgeschwächtem Maße gilt das auch für Embryo 4. Bei Embryo 5, wo die Annäherung der Sternalleisten bereits zu

Digitized by Google

einer lockeren medianen Verbindung geführt hat, finden wir die proximale Herzgrenze in der Höhe der 3. Rippe. Diese Tatsachen berechtigen zu dem Schlusse, daß der Zeitpunkt für den Eintritt der Annäherung zwischen den proximalen Sternalleistenenden durch den Descensus cordis in der Weise bestimmt wird, daß jene von dem Momente an möglich ist, wo das Herz die erste Rippe passiert hat. Dann ist das mechanische Hindernis, das sich ihr bisher entgegengestellt hat, in Wegfall gekommen, und die Vereinigung erfolgt jetzt proximal über dem Herzen. Distalwärts schreitet sie nur sehr langsam vorwärts, weshalb die distalen Sternalabschnitte noch lange Zeit voneinander getrennt und in starker Divergenz verlaufen. Schließlich kommt sie auf dem Wege der allmählichen Umwachsung von Herz und Leber durch die Rippen auch hier zustande. Damit steht im Einklang, daß die distalen sternalen Rippen in der Reihe der untersuchten Entwicklungsstadien eine sehr bedeutende Längenzunahme nicht nur absolut, sondern vor allem in Relation zu der Länge der proximalen Rippen erkennen lassen, die nicht ganz auf Rechnung der caudalen Rippenkrümmung zu setzen ist. Die 7. Rippe besitzt an dem ältesten der untersuchten Embryonen die dreifache Länge der 1. Rippe, während das entsprechende Verhältnis für Embryo 2 14,5 : 10,0 beträgt.

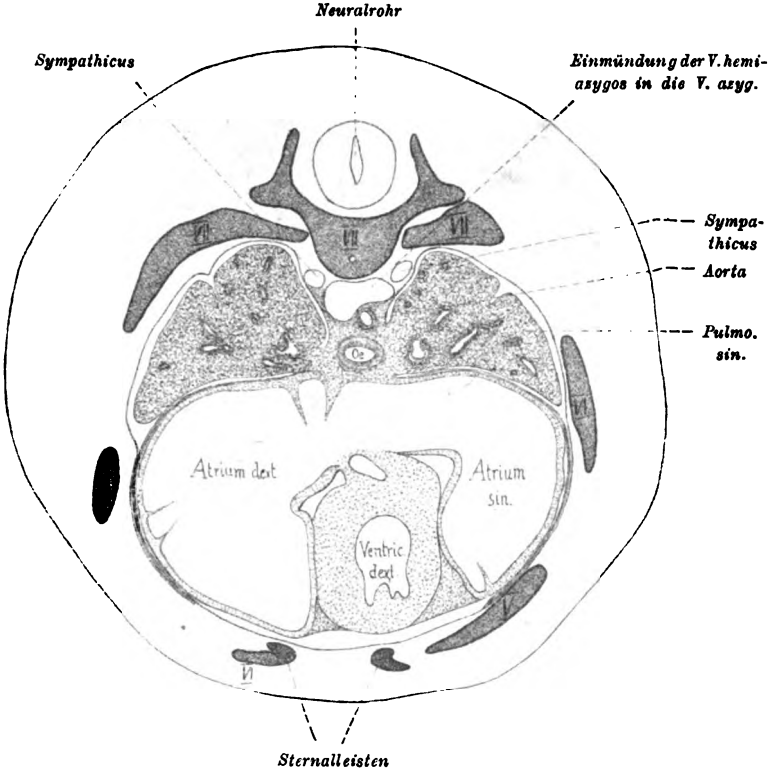
Während sich in der geschilderten Weise die Verschmelzung der Sternalleisten einleitet, erleidet, durch sie bedingt, auch die äußere Form des Thorax eine Veränderung; dieselbe führt den letzteren aus dem primitiven in ein 2. Stadium über, das einen Übergangszustand zwischen jenem und der definitiven Thoraxform darstellt. Es ist durch die Kielgestalt des Thorax charakterisiert, wie sie uns an Embryo 3 entgegentritt (Fig. 8). Dieselbe beschränkt sich, wie früher erwähnt, auf den proximalen Teil des Brustkorbes und erlangt die schärfste Ausbildung im Gebiet der 1. Rippe. Distalwärts wird die ventrale Verjüngung zufolge der ventralen Lage und mächtigen Entwicklung des Herzens und namentlich der Leber bald undeutlich. Die Kielform läßt sich von der primitiven in einfachster Weise ableiten; man braucht sich bloß die ventralen Teile der seitlichen Thoraxwände aus dem ventral divergenten Verlauf, zu dem sie durch die Zwischenlagerung des Herzens ursprünglich gezwungen waren, in den ventral convergenten zurückfedern zu denken, um neben der Annäherung der proximalen Sternalleistenenden gleichzeitig die Kielform entstehen zu sehen. Beide Prozesse gehen Hand in Hand; sie müssen zugleich das Verschwinden der für das primitive

Digitized by Google

Stadium charakteristischen seitlichen Einziehung zur Folge haben. Diese beschränkt sich mehr und mehr auf den distalen Abschnitt ihrer früheren Ausdehnung, wo sie in Resten noch längere Zeit nachweisbar bleibt.

Lage- und Größenverhältnisse von Herz und Leber lassen es als fast sicher erscheinen, daß es im distalen Teil des Brustkorbes

Fig. 19.



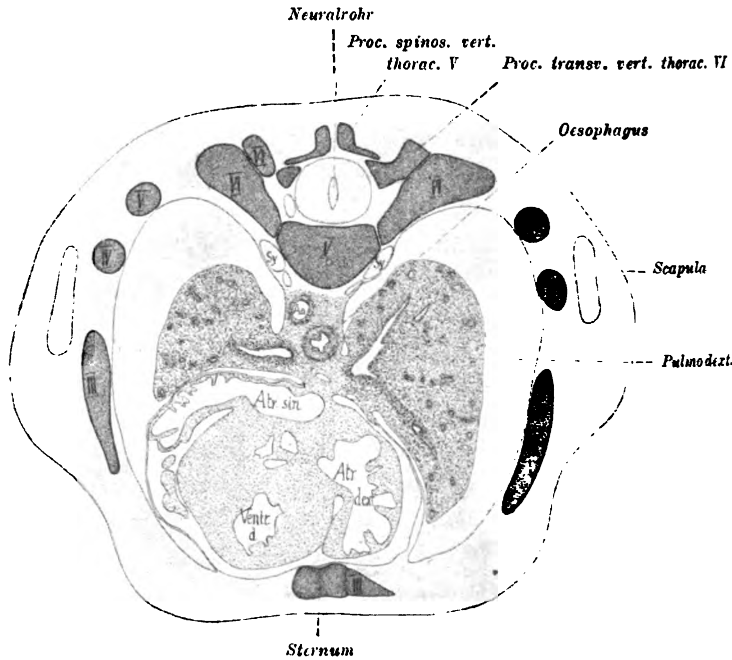
Querschnitt durch den Thorax eines 23 mm langen menschlichen Embryo in der Höhe des 7. Brustwirbels. Vergr. 12.

überhaupt nicht zur Ausbildung der Kielgestalt kommt, sondern daß hier ein direkter Übergang der primitiven in die definitive Thoraxform statthat. Es ist auch gar nicht ausgeschlossen, daß jenes Zwischenstadium vom proximalen Thoraxabschnitt nicht in allen Fällen durchlaufen, sondern gelegentlich übersprungen werde. Ein solches Verhalten ist dann verständlich, wenn die Brusteingeweide, welche von bestimmendem Einfluß auf die Gesamtkonfiguration des

Digitized by Google

Brustkorbes sind, dem Thoraxskelet in der Entwicklung voraneilen und infolgedessen zu der Zeit, in welcher bei einem andern Objekt die Kielform sich entwickelt, bereits Zustände darbieten, welche eine fortgeschrittenere äußere Form bedingen. Als Beleg dürfte vielleicht der Embryo 4 gelten, welcher mit Rücksicht auf seine ganze übrige Entwicklung mit dem typisch kielförmigen Stadium 3 übereinstimmt, an welchem jedoch die Ausdehnung der Brustorgane, insbesondere der Lungen, die Kielform nicht mehr zustande kommen

Fig. 20.



Querschnitt durch den Thorax eines 32 mm langen menschlichen Embryo in der Höhe des 5. Brustwirbels. Vergr. 9.

läßt, vielmehr eine der definitiven sich nähernde Thoraxform bedingt. Ob jene vorübergehend bestanden habe, läßt sich nachträglich nicht mehr entscheiden.

Auf die Kielform, welche nur von kurzer Dauer ist, folgt ein dritter Formentypus, welcher den definitiven Verhältnissen bereits sehr nahe steht. Das hauptsächlichste Merkmal, durch das er sich von seinen Vorläufern unterscheidet, ist die Zunahme des transversalen Thoraxdurchmessers (Fig. 6, 19 und 20). Derselbe übertrifft nunmehr im Gegensatz zu den früheren Stadien den sagittalen in

Digitized by Google

allen Höhen, am meisten aber immer im proximalen Abschnitt des Brustkorbes. Damit hat die primäre seitliche allmählich einer dorsoventralen Abplattung Platz gemacht. Der distale Thoraxabschnitt zeigt sich auch hierin konservativer als der proximale. Die Erweiterung des Thorax in querer Richtung vollzieht sich hauptsächlich unter dem Einfluß der um diese Zeit einsetzenden beträchtlicheren Vergrößerung der Lungen. Indem sich diese mehr und mehr ausdehnen und namentlich auch Herz und Leber seitlich zu umwachsen beginnen, buchten sie die laterale Thoraxwand immer mehr aus, um so eher, als gleichzeitig durch den fortschreitenden Verschluß der ventralen Thoraxwand die Ausdehnung oder Verschiebung von Herz und Leber in dieser Richtung eingeschränkt wird. Der Thorax gewinnt unter dem Einfluß dieser Veränderungen die Gestalt eines abgestumpften, in dorso-ventraler Richtung etwas zusammengedrückten Kegels mit caudalwärts gerichteter Basis (vgl. Fig. 15). Er verbreitert sich vom proximalen zum distalen Rande in allen Durchmessern auf ungefähr das Doppelte. Diese Form bieten die Embryonen 3 und 4 dar. In diesem Stadium kommt, wie übrigens auch später, nicht selten eine Asymmetrie zwischen rechter und linker Seite zur Beobachtung, welche sich in zweierlei Weise äußern kann, entweder in einer mächtigeren Ausdehnung der ganzen rechten Thoraxhälfte im Vergleich zur linken oder in Form einer unvermittelten stärkeren Ausbuchtung der ersteren in der Höhe der 5. Rippe, zusammenfallend mit der oberen Lebergrenze. Erstere Form der Asymmetrie wurde bereits von HAGEN als Anpassungserscheinung an die Rechtslage der Leber aufgefaßt; für die zweite dürfte diese Deutung in Anbetracht ihrer Lokalisation ebenfalls zutreffen.

Hat der embryonale Thorax einmal die Kegelform erreicht, so unterliegt seine äußere Gestalt bis zum Ende des 2. Monats und auch im Laufe der späteren Entwicklung keinen so eingreifenden Veränderungen mehr. Die Umwandlungen, die sich noch an ihm vollziehen, bestehen vor allem in fortdauernder transversaler Erweiterung und damit Hand in Hand gehender Steigerung der dorsoventralen Abplattung. Die letztere hat am Ende des 2. Fötalmonats bereits einen solchen Grad erreicht, daß der Thoraxindex in der oberen Apertur mit einem Wert von 2,3 das entsprechende Verhältnis des primitiven Stadiums beinahe um das Dreifache übertrifft und annähernd die für den erwachsenen menschlichen Thorax normale Größe besitzt. Im distalen Thoraxabschnitt haben sich noch etwas ursprünglichere Zustände erhalten; der maximale in der Höhe der

Digitized by Google

7. Rippe beobachtete Indexwert beläuft sich auf 1,9. Dieser Unterschied zwischen proximalem und distalem Teil des Brustkorbes steht in Übereinstimmung einerseits mit dem Fortschreiten aller Entwicklungsvorgänge in proximo-distaler Richtung, anderseits mit der Tatsache, daß auch am erwachsenen menschlichen Brustkorb die proximale Region durch bedeutendere dorso-ventrale Abplattung gegenüber der distalen gekennzeichnet ist.

In zweiter Linie verändert sich die Form des Thorax im Laufe der späteren Entwicklung dahin, daß derselbe die maximale quere Ausdehnung nicht mehr in der unteren Apertur, sondern an einer cranialer gelegenen Stelle aufweist. Die transversale Erweiterung in distaler Richtung dauert nicht mehr bis zum caudalen Ende, sondern nur noch bis etwas unterhalb der Mitte des Thorax an. Dann folgt eine meist drei Rippen breite Zone gleichbleibender, maximaler Weite, die im Bereich der letzten Rippen wieder in eine, allerdings geringfügige Verschmälerung übergeht. Auf diese Weise tritt an die Stelle des konischen eine mehr faßförmige Gestalt des Brustkorbes, wie sie für die Embryonen 6 und 7 (Fig. 17) beschrieben worden und auch vom Erwachsenen bekannt ist. Als eigentlich konisch kann nun nur noch der cranial von der Zone maximaler Weite gelegene Teil des Thorax bezeichnet werden. Konische Gesamtform kommt nur den frühesten Embryonalstadien, bis ungefähr in die Mitte des 2. Fötalmonats zu. Ihre Umwandlung in die definitive Thoraxform ist in erster Linie ebenfalls das Produkt der ungleichen Wachstumsverhältnisse von Lunge und Leber; die erstere gewinnt, weil erst spät zur Funktion gelangend, auch erst später eine ansehnlichere Entfaltung als die früh funktionskräftige Leber. Infolgedessen ist in diesen späteren Stadien das Wachstum der Lungen ein ausgiebigeres als dasjenige der Leber. In Übereinstimmung damit bleibt das Wachstum des distalen Thoraxabschnittes hinter demjenigen des proximalen zurück.

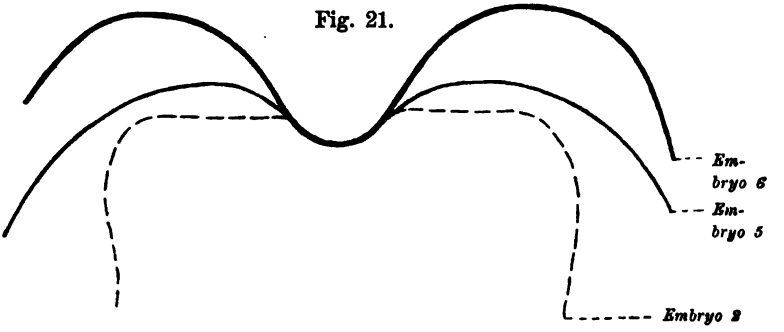
In die zweite Hälfte des 2. Fötalmonats fällt noch der Beginn der Ausbuchtung des Cavum thoracis in dorsaler Richtung, durch welche die Ausbildung je eines Sulcus pulmonalis zu beiden Seiten der Wirbelsäule angebahnt wird. Die allerersten Anfänge desselben läßt bereits der Embryo 5 erkennen (Fig. 21); in deutlicher Anlage besteht er aber erst an den zwei ältesten Stadien. Seine Ausbildung beruht auf einer Verlaufsänderung der vertebralen Rippenabschnitte, wodurch diese aus dem rein transversal gerichteten Abgang von der Wirbelsäule in einen zunehmend transverso-dorsalen

Digitized by Google

übergeführt werden. Diese Richtungsänderung betrifft vorläufig nur die vertebral von der Costo-transversalverbindung gelegenen Rippenendstücke, während die Hauptstücke derselben nach wie vor die Wirbelsäule in rein lateraler oder latero-ventraler Richtung verlassen, somit keine Rippe die durch die Costo-transversalverbindungen gelegte Frontalebene dorsalwärts überschreitet. Somit ist der Sulcus pulmonalis in diesem Entwicklungszustand nur von der Innenseite des Thorax zu erkennen, eine ihm entsprechende äußere Ausbuchtung aber nicht sichtbar.

Wie bereits früher hervorgehoben, hat die dorsale Ausbiegung der vertebralen Rippenteile eine Reihe von andern Veränderungen im Gefolge, nämlich die entsprechende dorsale Abdrängung der Basen der Wirbelbogen, den dadurch bedingten Übergang der ursprünglich rein dorsal und parallel gerichteten Neuralbogenanlagen

Fig. 21.



Schematische Darstellung der Richtung des Rippenabganges von der Wirbelsäule in drei verschiedenen Embryonalstadien.

in konvergenten Verlauf und die Förderung des Verschlusses des Wirbelkanals. Der letztere kommt somit nicht allein durch Umwachsung des Rückenmarks von seiten der Bogenanlagen zustande; diese scheint sogar für den endgültigen Verschließungsvorgang von untergeordneter Bedeutung zu sein. Derselbe dürfte vielmehr, nachdem die Neuralbogen bis zu einer gewissen Ausdehnung die Seitenfläche des Rückenmarks umwachsen haben, wenigstens in der Thoracalregion vornehmlich durch jene Verschiebung bedingt sein. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß der Verschluß des Wirbelkanals in der Thoracalregion, in deren Mitte sich der Sulcus pulmonalis zuerst und am stärksten entwickelt, früher als in der Cervicalregion erfolgt, trotzdem wir gewohnt sind, proximale Bezirke in fortgeschrittenerer Entwicklung zu sehen als distale. Außerdem läßt sich nur mit dieser Ansicht die Entwicklung des Proc. spinosus

Digitized by Google

verstehen. Derselbe legt sich, wie Embryo 3 zeigte, sehr frühzeitig, wenn die beidseitigen Neuralbogen bis ins Niveau der Dorsalfläche des Rückenmarks vorgedrungen sind, einander jedoch noch vollständig parallel gerichtet und ihre dorsalen Enden noch um die ganze Breite des Rückenmarks voneinander entfernt sind, je an diesen dorsalen Enden als anfangs kurzer, lateral gerichteter Fortsatz, also im Gegensatz zu der Darstellung der Lehrbücher, paarig an (vgl. Fig. 20). Falls nun der Verschluß des Wirbelkanals durch fortdauerndes Auswachsen der Neuralbogenenden bewerkstelligt würde, müßte der definitive Dornfortsatz nicht median, sondern seitlich in immer noch paarigem Zustand vom Neuralbogen abgehen; denn es ist nicht einzusehen, wie auf diesem Wege die Vereinigung seiner paarigen Anlagen zustande kommen könnte. Läßt man jedoch den schließlichen Verschluß des Vertebralkanals unter dem Einflusse jener dorsalen Abdrängung der Bogenbasen sich vollziehen, so sind diese Verhältnisse ohne weiteres verständlich.

Die beginnende Entwicklung der Sulci pulmonales gibt sich äußerlich in einer Abflachung der dorsalen Thoraxwand zu erkennen, da der vertebrale Anteil der letzteren den costalen nicht mehr im früheren Maße dorsalwärts überragt.

Es bleibt noch die Schilderung der Entwicklungsvorgänge nachzuholen, welche sich an der Sternalanlage vom Beginn der Verschmelzung der Sternalleisten bis zum Ende des 2. Fötalmonats abspielen. Wie zum Teil schon durch RATHKE, namentlich aber von G. RUGE gezeigt worden ist, erfolgt diese Verschmelzung an den verknorpelten Sternalleisten, vom proximalen zum distalen Ende und vom dorsalen zum ventralen Rande fortschreitend. Auf diesem Wege kommt zunächst ein einheitliches Manubrium sterni zustande. Dasselbe ist anfangs durch starke ventrale Wölbung ausgezeichnet. Im Gegensatz dazu erscheint sein proximaler Rand nur wenig cranialwärts gewölbt; er gewinnt erst sekundär durch proximales Auswachsen des Manubrium zum »präcostalen Sternalfortsatz« (EGGELING) eine stärkere Krümmung. Ein der späteren Incisura jugularis entsprechender Ausschnitt ist am Ende des 2. Monats nicht zu konstatieren; der proximale Manubriumrand ist gleichmäßig konvex.

Der Modus der Verschmelzung der Sternalleisten kann von dem genannten, als normal zu bezeichnenden abweichen. Ein Beispiel hierfür bietet der Embryo 6. An diesem fand sich die Verschmelzung an beiden Enden der Sternalleisten vollzogen, während in der

Digitized by Google

mittleren Partie noch vollständige Trennung bestand. Ähnliche Fälle wurden von BRUCH und RUGE namhaft gemacht, von ersterem Autor sogar als das normale Verhalten aufgefaßt. Wenn schon die letztere Ansicht aus dem Überwiegen des erstgeschilderten Verschmelzungstypus als unrichtig erkannt wird, so gehört die fragliche Anomalie jedenfalls nicht zu den seltenen Vorkommnissen und läßt sich mit Wahrscheinlichkeit auf eine Eigentümlichkeit im Verlauf der linken Sternalleiste zurückführen, welche zum mindesten gelegentlich zur Beobachtung gelangt. Deutlich ausgebildet ist sie an Embryo 5 (Fig. 15) wahrnehmbar und besteht darin, daß die linke Sternalleiste im Gegensatz zu der geradlinig distal- und lateralwärts ziehenden rechten, in der Gegend der 5.—7. Rippe einen bogenförmigen, lateral- und etwas dorsalwärts gewölbten Verlauf nimmt, so daß die Entfernung zwischen den Sternalleisten in der Höhe der 6. Rippe größer ist als an den distalen Enden. Es liegt nahe, anzunehmen, daß die Incisur, welche die linke Sternalleiste in dieser Weise seitlich umgrenzt, ihre Entstehung dem unter ihr gelegenen Herzen verdankt, das infolge seiner voluminösen Entwicklung die Annäherung der Sternalleisten verzögert. Sie fällt aber örtlich genau mit demjenigen Sternalabschnitt zusammen, in welchem bei Embryo 5 die Vereinigung der Sternalleisten am längsten auf sich warten läßt. Die Verzögerung des letzteren an dieser Stelle ursprünglicher größter Entfernung ist auch ohne weiteres verständlich. Ob jene Incisur regelmäßig oder nur ausnahmsweise, durch besondere Größen- und Formverhältnisse des Herzens bedingt, zur Ausbildung gelangt, läßt sich vorläufig nicht entscheiden.

Der normal verlaufende Verschmelzungsprozeß ist am Ende des 2. Fötalmonats für die proximale Hälfte der Sternalleisten beendet, während distal teilweise Vereinigung oder Annäherung bis zur Berührung zustande gekommen ist.

Die Verknorpelung der Sternalleisten vollzieht sich in proximo-distaler Richtung und nimmt ihren Ausgang von den knorpeligen ventralen Rippenenden, wie durch die diesbezüglichen, an Embryo 5 beschriebenen Zustände unverkennbar dargetan wird. Erst sekundär werden auch die intercostalen Sternalpartien in die Verknorpelung einbezogen. Die Angabe von PATERSON, nach welcher der erste Knorpel im Mesosternum in den intercostalen Randzonen auftreten soll, erweist sich wenigstens für das menschliche Sternum als nicht zutreffend.

Bezüglich der Abgliederung der Rippen von den Sternalleisten,

Digitized by Google

mit denen sie vorübergehend eine knorpelige Kontinuität bilden, kann ich zu den von G. Ruge gemachten Angaben hinzufügen, daß dieselbe vom proximo-dorsalen Bezirk des sterno-costalen Zusammenhangs ausgeht, die knorpelige Kontinuität somit ventro-distal am längsten erhalten bleibt. Im zeitlichen Eintritt der Abgliederung können sich in der Reihe der Sterno-Costalverbindungen Unregelmäßigkeiten derart bemerkbar machen, daß distale Rippen die gewebliche Kontinuität mit dem Sternum frühzeitiger als proximal benachbarte aufgeben (siehe Embryo 7). Eigentliche Sterno-Costalgelenke sind am Ende des 2. Monats noch nicht ausgebildet, wie überhaupt am ganzen Thorax noch keine Gelenkverbindungen bestehen.

Am Schlusse dieses Abschnittes habe ich noch einige Mitteilungen über das Verhalten zweier Skeletstücke während der untersuchten Entwicklungsperiode zu machen, die eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem übrigen Thoraxskelet besitzen, nämlich

1) den Proc. ensiformis,
2) die Episternalgebilde.

Zur Kenntnis von der ersten Entwicklung des Schwertfortsatzes etwas Neues beizutragen, gestatten die mir zur Verfügung stehenden Stadien nicht. Ich konnte nur seine stets paarige Anlage konstatieren, die um die Mitte des 2. Monats bereits entwickelt war und als unmittelbare distale Fortsetzung der Sternalleisten in die Erscheinung trat. Ein deutlicher Zusammenhang derselben mit distal von der siebenten gelegenen Rippen konnte nie, auch nicht am jüngsten der in Betracht kommenden Stadien (Embryo 5), wo die Schwertfortsatzanlage noch aus Vorknorpel sich aufbaut, nachgewiesen werden. Am distalen Ende ging dieselbe immer ohne scharfe Grenze in das Bindegewebe der Bauchdecken über. Das Verhältnis ihrer Länge zu derjenigen des übrigen Sternum bietet große Schwankungen dar. Die Vereinigung der paarigen Anlage zum unpaaren Schwertfortsatz beginnt in dem an die eigentliche Sternalleiste anschließenden Abschnitt derselben, normalerweise zeitlich auf den entsprechenden Vorgang im Körperbezirk folgend. Daß sie diesem jedoch gelegentlich auch vorgreifen kann, dafür bietet, wie bereits hervorgehoben, Embryo 6 ein deutliches Beispiel. Distal erhält sich die primäre Paarigkeit der Anlage noch längere Zeit darin, daß der Schwertfortsatz sich gabelig teilt und in zwei den entsprechenden Abschnitten

Digitized by Google

der letzten sternalen Rippen ungefähr parallel verlaufende Zipfel ausläuft, welche Teilung bekanntlich noch an der Mehrzahl der Sterna des ersten Kindesalters und gelegentlich selbst beim erwachsenen Menschen angetroffen wird.

Episternalgebilde. Sie gelangten an den Embryonen 2—5, von 17—23 mm Scheitelsteißlänge zur Beobachtung. Ich verstehe unter dieser Bezeichnung cranial an die Sternalanlage sich anschließende Bildungen, die durch ihre Lagebeziehungen zum Thoraxskelet, sowie die gewebliche Übereinstimmung mit den angrenzenden Teilen des letzteren ihre Skeletnatur dokumentieren. Ihr Verhalten während der Dauer des 2. Fötalmonats ist, soweit es sich aus den vier genannten Stadien ergibt, folgendes: Ihre erste Anlage tritt uns an einem 17 mm langen Embryo in der Form einer schmalen Brücke (Fig. 4 *Ep*) entgegen, welche cranial an die Sternalleisten sich anschließend, in ventralwärts flach bogenförmigem Verlauf die beiden Seitenwände des Thorax untereinander verbindet. Mit den Seitenteilen ist sie jederseits zwischen das ventrale Ende der Clavicula und das proximale der Sternalleiste eingelagert. Gegen die Mittellinie zu wird sie erheblich dünner, insbesondere nimmt der craniocaudale Durchmesser in dieser Richtung ab. In histologischer Hinsicht nimmt sie eine Zwischenstellung zwischen typischem Vorknorpel und gewöhnlichem embryonalem Bindegewebe ein; dem ersteren nähert sie sich in den lateralen Partien, in der Nachbarschaft der Clavicula, mit deren peripheren Schichten sie in so innigem geweblichen Zusammenhang steht, daß eine scharfe Abgrenzung von denselben nicht möglich ist. Medianwärts verliert sie durch allmähliche Auflockerung z. T. den differenten Gewebscharakter und hebt sich nur noch undeutlich durch etwas dichtere Anordnung der Zellen vom umgebenden Bindegewebe ab. Durch zunehmende Verdichtung und Ausdehnung, namentlich auch in cranio-caudaler Richtung, entwickelt sich die Brücke während der folgenden Entwicklungsperiode zu einem ansehnlichen gegenüber dem umgebenden Bindegewebe wohl abgegrenzten, im übrigen die früheren Beziehungen zu den angrenzenden Skeletteilen darbietenden Zellkomplex (Fig. 13 und 14), in welchem nun ein aus typischem Vorknorpel bestehendes Gebilde auftritt. Dasselbe hat die Form einer transversal gestellten, etwas ventralwärts gewölbten Platte, welche am proximalen Rande einen seichten medianen Einschnitt trägt, und mit den Seitenteilen in direktem vorknorpeligem Zusammenhang

Digitized by Google

mit den gleichseitigen Claviculaenden steht. Distalwärts geht sie ohne deutliche Grenze in die Sternalleiste und unter allmählicher Auflockerung in deren mediale Fortsätze über. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird der Zusammenhang mit den Claviculaenden gelockert, und an seine Stelle tritt eine innigere Verbindung mit den Sternalleisten. Die Episternalgebilde erscheinen nunmehr als zwischen die proximalen Enden der Sternalleisten eingesenkte, pyramidenförmige Vorknorpelstückchen (Embryo 5, Fig. 15), von denen ein Zug ziemlich lockeren, vorwiegend rundliche Elemente enthaltenden Bindegewebes als Überrest des ursprünglichen innigen Zusammenhanges zum Claviculaende zieht. Am Ende des 2. Fötalmonats sind sie bereits spurlos verschwunden; es ist anzunehmen, daß sie dem Manubrium sterni assimiliert wurden.

Daß diese Episternalgebilde mit den zuerst von G. Ruge beschriebenen »Suprasternalstücken« identisch sind, scheint mir zweifellos. Es ist namentlich der durch Embryo 5 dargestellte Befund, welcher mit denjenigen von Ruge gut übereinstimmt. Die erstere Benennung möchte ich der von Ruge gewählten deshalb vorziehen, weil ich jene Gebilde mit Eggeling ('04) als Reste des Episternalapparats niederer Formen auffasse. Dieselbe Auffassung vertritt auch Barchielli. Sie stützt sich auf folgende Tatsachen: 1) den innigen geweblichen Zusammenhang ihrer ersten Anlage mit den ventralen Enden der Claviculae, der auch von Ruge hervorgehoben wurde und in Übereinstimmung steht mit dem von Goette und Hoffmann beschriebenen Entwicklungsmodus des Episternum der Reptilien und Monotremen, durch welchen das letztere aus der Clavicularanlage in der Weise entsteht, daß ihr mediales Ende caudalwärts umbiegt, darauf mit dem entsprechenden Abschnitt der anderseitigen Claviculaanlage verschmilzt und sich gleichzeitig vom Hauptstück der Clavicula löst. Außerdem weist das Episternalgewebe den differentesten Charakter unmittelbar im Anschluß an die Claviculae auf, was darauf hindeutet, daß diese Partien als die ältesten zu betrachten sind. In dritter Linie scheint mir gegen die Ableitung der fraglichen Skeletteile von Halsrippen ihr frühes Auftreten in medianer Lage zu einer Zeit zu sprechen, wo die Sternalleisten auch proximal noch in großem Abstand voneinander liegen; man müßte denn annehmen, daß die Halsrippenrudimente beider Seiten viel früher als die benachbarten ersten Brustrippen zur medianen Vereinigung gelangten, eine Annahme, die mit unsern sonstigen Erfahrungen an in Rückbildung begriffenen Teilen in Widerspruch steht.

Digitized by Google

Erweist sich die Deutung der »Episternalstücke« als Abkömmlinge der Claviculaanlagen in erneuten Untersuchungen als zutreffend, so setzt sich, indem jene frühzeitig dem Manubrium sterni einverleibt werden, das letztere auch beim Menschen in gleicher Weise aus einem costalen und einem clavicularen Anteil zusammen, wie die Untersuchungen von GOETTE und HOFFMANN außerdem für Vögel und niedere Säugetiere gezeigt haben.

Eine Beteiligung von Halsrippen an der Bildung des Manubrium, aus denen sich nach EGGELING dessen präcostaler Fortsatz entwickelt, konnte ich an meinen Objekten nicht nachweisen.

B. Vergleichung des embryonalen mit dem erwachsenen menschlichen Thorax.

Je nach dem Embryonalstadium, das zum Ausgangspunkt für die Vergleichung gewählt wird, führt diese zu verschiedenem Resultat. Um in möglichst kurzer Form diejenigen für uns bedeutungsvollen Punkte zusammenzustellen, in bezug auf welche bereits die lückenhafte Serie der beschriebenen Entwicklungsstadien ein Urteil gestattet, erscheint es mir zweckmäßiger, anstatt Stadienvergleiche anzustellen, nochmals zusammenhängend die wesentlichen während der verfolgten Entwicklungsperiode zutage tretenden Eigentümlichkeiten des embryonalen Thoraxskelets namhaft zu machen und einer kurzen Erörterung zu unterziehen.

Der embryonale menschliche Thorax ist, was namentlich auch für seine Form gilt, das Produkt von zweierlei Einflüssen. Auf der einen Seite ist er bestimmt durch die Übertragung von Merkmalen phylogenetisch älterer Formen auf den Menschen auf dem Wege der Vererbung, auf der andern Seite durch eine Reihe spezifisch menschlich embryonaler Zustände, welche, soweit die Form des Thorax in Betracht kommt, sich auf die Lage-, Größen- und Formverhältnisse der in ihm eingeschlossenen Organe beziehen und auf das Resultat der Vererbung in bestimmtem Sinne modifizierend einwirken. Dem Gesagten zufolge gruppieren sich die Merkmale, in denen sich der embryonale vom erwachsenen Thorax unterscheidet, in zwei Kategorien, nämlich

1) embryonal-atavistische und
2) rein embryonale.

Wir wenden uns zunächst den letzteren zu.

Unter den rein embryonalen Merkmaleu verdient das Haupt-

Digitized by Google

interesse die oft erwähnte Einziehung im Bereich der seitlichen Thoraxwand, welche die primitivste Thoraxform charakterisiert (Fig. 5). Sie findet sich in maximaler Ausbildung an dem 17 mm langen Embryo 2 vor, also dem jüngsten Stadium, in welchem die laterale Thoraxwand eine einigermaßen beträchtliche ventrale Ausdehnung erlangt hat. Sie erstreckt sich, wie bekannt, über fast die ganze Länge der Seitenwand, und läßt nur die drei distalsten Rippenpaare unbeeinflußt. Sie verläuft von proximo-ventral in flachem, ventro-distalwärts konvexem Bogen distal- und dorsalwärts und deutet äußerlich die Sonderung des Cavum thoracis in einen dorsalen und ventralen Hohlraumabschnitt an, welch letztere mit Rücksicht auf ihre Kapazität insofern in einem alternierenden Verhältnis zueinander stehen, als der ventrale dieselbe in distaler Richtung kontinuierlich vergrößert, während der dorsale namentlich in der distalen Hälfte und im sagittalen Durchmesser sich stetig verengert. Die größte Tiefe zeigt die Furche im mittleren Abschnitt; proximal- wie distalwärts wird sie allmählich flacher.

Es handelte sich nun zunächst darum, zu entscheiden, ob man es in dieser seitlichen Einziehung und der durch sie bedingten Thoraxform mit einem natürlichen Entwicklungszustand oder mit einem Kunstprodukt zu tun hätte. In letzterer Hinsicht könnte ein von außen wirkender, auf das Gebiet der Furche lokalisierter Druck in Betracht kommen. Aus folgenden Gründen glaube ich jedoch berechtigt zu sein, künstliche Einflüsse bei ihrem Zustandekommen auszuschließen. Einmal fehlte an dem gut erhaltenen Embryo jede Deformation an der Körperoberfläche, indem deren Konturen auf allen Schnitten die natürliche Rundung zeigten. Ohne gleichzeitige oberflächliche Veränderungen ist jedoch eine derartig hochgradige Formveränderung des Skelets als Produkt einer äußerlich wirkenden Ursache nicht denkbar, ganz abgesehen davon, daß über die Natur der letzteren nicht einmal begründete Vermutungen bestehen. Außerdem fand sich die beschriebene Thoraxform nicht vereinzelt, sondern an mehreren Embryonen entsprechenden Alters der hiesigen embryologischen Sammlung vor, zu deren Fixation die verschiedensten Flüssigkeiten verwendet worden waren. Auch der von Hagen rekonstruierte Thorax bot, wenn ich die Angaben dieses Autors richtig deute, ein ähnliches Bild dar. Hagen bemerkt nämlich bei der Beschreibung desselben, daß die Rippen, soweit der Arm dem Thorax anliege, eine S-förmige Biegung zeigen, worin zugleich der Versuch einer Erklärung ihres Zustandekommens enthalten ist, auf

Digitized by Google

den wir bald zurückkommen werden. Als drittes Moment gegen die künstliche Entstehungsweise der Einziehung führe ich endlich noch an, daß sich dieselbe, wie ich glaube, in befriedigender Weise auf innere Ursachen zurückführen läßt.

Daß die Annahme von HAGEN zu ihrer Erklärung nicht ausreicht, ergibt sich aus einer genaueren Berücksichtigung aller Umstände ohne weiteres. Zu diesen gehört in erster Linie der Verlauf der Furche. Stellt diese das Produkt einer von der oberen, dem Thorax anliegenden Extremität ausgehenden Druckwirkung dar, so muß sie mit dieser Extremität örtlich zusammenfallen. Dem ist aber nicht so. Zwar finden wir in dem proximalen Endabschnitt der Furche, was aus den Querschnitten ersichtlich ist, Teile des Schultergürtels und das angrenzende obere Humerusende eingelagert. Schon von der zweiten Rippe an verläßt jedoch der Arm die Einziehung in ventraler Richtung, so daß er auf die ventrale Ausbuchtung der Seitenwand zu liegen kommt, während jene den distal und dorsal gerichteten Verlauf fortsetzt. Dieses Verhalten wird übrigens schon aus der Zeichnung klar, welche von dem intakten Embryo vorliegt. Dieselbe zeigt die Einstellung der oberen Extremität in keinerlei Übereinstimmung mit dem Verlauf der Furche, indem ihre Längsachse annähernd dorso-ventrale, also auf jener senkrecht stehende Richtung innehält. Ebensowenig wie der Verlauf deckt sich die distale Ausdehnung der Furche mit derjenigen der oberen Extremität. Wie früher erwähnt, ist die Einziehung deutlich ausgeprägt bis zur linken 9. und rechten 8. Rippe, und beiderseits an der nächstfolgenden noch angedeutet. Die obere Extremität jedoch reicht auf der rechten Seite nur bis zur 3., auf der linken bis zur 4. Rippe herab. Es könnte nun zwar eingewendet werden, daß der Arm in einem früheren Entwicklungsstadium, da seine Längsachse noch mehr der Körperachse parallel verlief, auch weiter distalwärts, vielleicht bis ins Gebiet der drittletzten Rippe sich ausdehnte. Es bleibt aber auch in einem solchen Falle unverständlich, wie die Furche sich so lange erhalten könne, nachdem die Ursache, der sie ihre Entstehung verdanken soll, ihr Wirkungsgebiet längst auf eine andre Region der Seitenwand verlegt hat, ohne hier zu einer ähnlichen Veränderung zu führen. Außerdem steht mit dieser Annahme die Richtung, in welcher später der Ausgleich der Einziehung erfolgt, in Widerspruch. Wie bekannt, verschwindet die letztere zuerst im proximalen Abschnitt und erhält sich distal am längsten. Die Deutung derselben als

Digitized by Google

Impressionserscheinung verlangt Ausgleich am frühesten da, wo die drückende Ursache zuerst wegfällt, also gerade umgekehrt im distalen Bezirk, da zweifellos die ventrale Verschiebung der Extremität zuerst und am ausgiebigsten deren distales Ende betreffen wird.

Wir kommen somit zu dem Schlusse, daß die obere Extremität für die Entstehung der seitlichen Einziehung am Thorax höchstens in bezug auf deren proximalsten Abschnitt von Bedeutung sein kann. Ob und inwieweit sie in Wirklichkeit einen Einfluß ausübt, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls muß aber für den Hauptteil der Furche nach einer andern Ursache gesucht werden. Eine solche bietet sich in der Anordnung, Größe und Form der vom Brustkorb eingeschlossenen Organe (Fig. 6), die mit der äußerlich sichtbaren Gliederung des Thorax in folgender direkter Beziehung stehen. In den dorsal von der Einziehung gelegenen Teil der Brusthöhle finden sich, von der 2.—7. Rippe sich ausdehnend, die kleinen Lungen eingelagert. Sie liegen zwar in dem vorliegenden Objekt nicht unmittelbar der Thoraxwand an, sondern sind von ihr durch einen ansehnlichen Hohlraum getrennt. Derselbe ist nach innen begrenzt von dem abgelösten parietalen Blatt der Pleura, nach außen von subpleuralem Bindegewebe und muß demnach als Kunstprodukt betrachtet werden. Es passen jedoch die Lungen mit ihren Umrissen so gut in die entsprechenden Konturen des Brustkorbes hinein, daß mit Wahrscheinlichkeit eine ursprüngliche innige Lagebeziehung zwischen den beiden anzunehmen ist. An das distale Ende der Lungen schließt sich die große embryonale Nebenniere an, die von da an den dorsalen Teil der Brusthöhle ausfüllt.

Vom ventralen größeren Hohlraum haben proximal das Herz, distal die Leber Besitz ergriffen, beide voluminös, aus dem Thorax ventral etwas herausragend, was für die Leber in erhöhtem Maße als für das Herz gilt. Letzteres dehnt sich über die ersten fünf Rippen aus. Die Leber besitzt ihren oberen Rand in der Höhe der 4. Rippe. Sie erreicht distalwärts eine mächtige Ausdehnung und füllt daselbst die ganze Weite des Thorax bis auf zwei kleine Nischen neben der Wirbelsäule aus, die von den Nebennieren eingenommen sind.

Indem sich nun die seitliche Thoraxwand eng an die Konturen der inneren Organe anschmiegt, bildet sie entsprechend der Stelle, wo dorsale und ventrale der letzteren, d. h. Lungen und Nebennieren einerseits, Herz und Leber anderseits sich berühren, die in Rede stehende Furche. Deren Verlauf deckt sich infolgedessen

Digitized by Google

ungefähr mit demjenigen der ventralen Lungenbegrenzung. Der wenig voluminösen Entwicklung der erst spät zur Funktion gelangenden Lungen entspricht die verhältnismäßig geringe Weite des dorsalen Teils der Brusthöhle, während die größere und distalwärts sich stetig vergrößernde Cavität des ventralen Teils mit der mächtigen Ausdehnung von Herz und Leber, zwei bereits funktionierenden Organen, übereinstimmt. Somit gibt sich jene eigentümliche primitive Form des Thorax als Anpassungsprodukt an dessen Inhalt zu erkennen. Mit dieser Auffassung stehen Verlauf und Ausdehnung der seitlichen Einziehung wohl im Einklang, die Richtung, in welcher sich ihr Ausgleich vollzieht, nicht im Widerspruch. Was diesen Ausgleich anbetrifft, so dürfte derselbe in erster Linie durch die später sich geltend machende Entfaltung der Lungen bedingt sein, welche nicht nur deren transversale Ausdehnung fortdauernd vergrößert, sondern sie allmählich auch seitlich Herz und Leber umwachsen läßt. Durch diese Vergrößerung wird der ursprüngliche medial konvexe Verlauf der Seitenwand zuerst in den mittleren, später auch in den distalen Abschnitten derselben in einen planen, später sogar lateralwärts konvexen übergeführt. Proximal erfolgt der Ausgleich der Furche, wie bereits früher betont wurde, schon unter dem Einfluß derjenigen Veränderungen, welche die gegenseitige Annäherung der proximalen Sternalleistenenden zur Folge hatten, d. h. der distalen Verlagerung des Herzens. Das Lungenwachstum kann bei jenem Vorgang in dieser Region deshalb keine Rolle spielen, weil die ganze apicale Lungenentwicklung um diese Zeit noch vollkommen fehlt, indem die proximale Lungengrenze beim ältesten unsrer Embryonen das vertebrale Ende der 2. Rippe nicht überschreitet, bei allen übrigen aber eine noch mehr caudale Lage einnimmt.

Die definitive seitliche Wölbung erhält die laterale Thoraxwand möglicherweise erst nach der Geburt mit der durch die Funktion bedingten endgültigen Entfaltung der Lungen.

Auf den gewaltigen Umfang der fötalen Leber sind noch zwei andre rein embryonale Merkmale zurückzuführen, nämlich das Verhalten der distalen Erweiterung des Thorax und die bedeutende distale Divergenz der Sternalleisten. Mit Rücksicht auf das erstere vertreten die beschriebenen Modelle zwei Typen. Der eigentlich embryonale wird dargestellt durch die Embryonen 2—5, der andre, der sich bereits stark dem erwachsenen Verhalten nähert,

Digitized by Google

durch die Stadien 6 und 7. Der Unterschied zwischen den beiden besteht nicht so sehr im Grade der distalen Erweiterung als vielmehr darin, ob dieselbe bis zum distalen Thoraxrande andauert oder nicht. Das erstere Verhalten trifft für die Embryonen vom Typus I, das letztere für diejenigen vom Typus II und außerdem für den erwachsenen menschlichen Thorax zu (vgl. Fig. 7 und 18). Zwar bietet sich auch in dem Maße der distalen Verbreiterung eine Differenz zwischen den beiden Gruppen insofern dar, als bei der ersteren der Unterschied zwischen maximalem und minimalem Querdurchmesser, welch letzterer immer in der Apertura sup. zu finden ist, etwas beträchtlicher ausfällt; doch ist die Abweichung eine unbedeutende. Vergleichen wir maximalen und minimalen Querdurchmesser bei beiden Gruppen, so erhalten wir beinahe übereinstimmende Verhältnisse, nämlich annähernd den doppelten Wert des minimalen für den maximalen. Dagegen liegt der letztere bei Typus I in der Apertura inf., bei Typus II in der Höhe zwischen 5. und 8. Rippe. Daraus geht hervor, daß eine Vergleichung der queren Durchmesser von oberer und unterer Apertur bei den beiden Gruppen zu verschiedenem Resultate führen muß, indem bei Typus II der Querdurchmesser der unteren Apertur im Vergleich zu demjenigen der oberen reduziert erscheint. Besonders groß ist der diesbezügliche Unterschied zwischen dem jung embryonalen Typus I und dem Erwachsenen. Eigne Messungen an einer Anzahl unsezierter Leichen des hiesigen Präpariersaales haben mir ergeben, daß der transversale Durchmesser der unteren Apertur des erwachsenen Brustkorbes in der Mehrzahl der Fälle ungefähr mit demjenigen in der Höhe der 4. Rippe übereinstimmt, nicht selten hinter ihm zurücksteht und nur ausnahmsweise ihn an Länge übertrifft. Das Verhältnis zwischen den Querdurchmessern der oberen und unteren Apertur gestaltet sich danach wie 1 : 1,7; der Thorax des Typus I dagegen vergrößert seine quere Ausdehnung von der Apertura sup. zur Apertura inf. auf das Doppelte. Da sich hinsichtlich des Verhältnisses von maximalem zu minimalem Querdurchmesser die beiden Gruppen in Übereinstimmung miteinander zeigen, so erweist sich die relativ geringe Breite der Apertura inf. bei Typus II als das Produkt einer Verschmälerung, welche den distalen Thoraxabschnitt im Vergleich zum proximalen betroffen hat. Man wird nicht fehlgehen, wenn man diese Veränderung auf die verschiedene Intensität der Wachstumsvorgänge an den inneren Organen zurückführt. Bei Typus I bedingt die insbesondere im Vergleich zu den Lungen mächtige

Digitized by Google

Entwicklung der Leber, die den größten Umfang in oder jenseits der unteren Apertur erlangt, daß der Thorax ebenfalls am distalen Ende die maximale Weite aufweist. Im Laufe der späteren Entwicklung dagegen, während welcher die proximalen Brustorgane, in erster Linie wiederum die Lungen, in ein im Verhältnis zu demjenigen der Leber gesteigertes Wachstum übergehen, bleibt auch der distale Thoraxabschnitt im Wachstum hinter dem proximalen zurück, was in seiner relativen Verschmälerung diesem gegenüber zum Ausdruck kommt.

Wie auf Grund des früh embryonalen Mißverhältnisses zwischen dem Volumen der proximalen und distalen im Brustkorb eingeschlossenen Organe die große distale Divergenz der Sternalleisten dadurch zustande kommt, daß die Verschmelzung der letzteren proximal viel früher als distal möglich wird, ist ohne weitere Ausführungen verständlich.

Die Rippen des embryonalen Brustkorbes zeigen in zweierlei Hinsicht von dem erwachsenen Zustand abweichendes Verhalten, erstens in der Form, zweitens im Verlauf. Die Form ist cylindrisch und unterscheidet sich dadurch, abgesehen von der noch mangelhaften Entwicklung der Capitula und Tubercula, von derjenigen der seitlich abgeplatteten erwachsenen Rippe. Zwar weisen die vertebralen Rippenabschnitte frühzeitig eine Abplattung auf, jedoch nicht im Sinne der späteren, sondern in cranio-caudaler Richtung. Dieselbe ist offenbar bedingt durch die dichte Aufeinanderfolge der Rippen in dieser Region, da dieselben nur durch sehr enge, spaltförmige Intercostalräume voneinander getrennt sind, ebenfalls eine Eigentümlichkeit des gedrungenen embryonalen Thorax. Von der späteren seitlichen Abplattung der Rippen ist am Ende des 2. Monats noch nichts zu entdecken.

Im Verlauf ist die Rippe der ersten Embryonalstadien durch die horizontale Richtung ausgezeichnet. Bekanntlich verlaufen sämtliche Rippen des erwachsenen Thorax mit einer in distaler Richtung zunehmenden Gesamtneigung, welche ihre ventralen Enden gegenüber den dorsalen bis um mehrere Rippen caudalwärts verschiebt. Im Gegensatz dazu haben die embryonalen Rippen während der frühen Entwicklungsperiode, welche durch die Embryonen 1—3 repräsentiert wird, beide Enden in annähernd derselben Horizontalebene liegen. Eine Ausnahme davon machen frühzeitig nur die asternalen Rippen, welche bei distalwärts gewölbtem Verlauf den

Digitized by Google

ventralen aufsteigenden Schenkel ganz oder teilweise eingebüßt haben. Die anfangs geringe Neigung nimmt mit der fortschreitenden Entwicklung allmählich zu und dehnt sich auch auf die sternalen Rippen aus, so daß sich am Ende des 2. Fötalmonats folgende diesbezügliche Verhältnisse darbieten. Das ventrale Ende der 1. Rippe liegt ungefähr in gleicher Höhe mit dem dorsalen der 2.; die 7. Rippe endet ventral in der Horizontalebene, die durch das dorsale Ende der 9. geht, und das ventrale Ende der 10. nimmt eine mehr distale Lage ein als das dorsale der 12. Rippe. Wenn wir mit MERKEL als Norm für den erwachsenen Zustand annehmen, daß durch Horizontalschnitte durch die ventralen Enden der fünf ersten Rippen je die dorsalen Enden der vierten distal folgenden Rippen getroffen werden, während für die zwei letzten sternalen Rippen der entsprechende Höhenunterschied nur drei Rippen umfaßt, so steht der Embryo am Ende des 2. Monats ungefähr in der Mitte zwischen primitivem und erwachsenem Verhalten, von diesem noch etwas weiter als von jenem entfernt.

Die zunehmende Neigung des Rippenverlaufs kommt in zwei Nebenerscheinungen zum Ausdruck. Dadurch, daß sie sich auch an der 1. Rippe geltend macht, wird die Stellung der oberen Thoraxapertur aus der ursprünglichen horizontalen in eine entsprechend geneigte umgewandelt. Damit ist aber eine distale Verschiebung der ganzen ventralen Thoraxwand gegenüber der dorsalen verknüpft. Die Schiefstellung der Apertura sup. findet sich innerhalb der untersuchten Embryonenserie zum erstenmal bei einem Objekt von 23 mm Scheitelsteißlänge angedeutet. Am weitesten ist in dieser Hinsicht der Embryo 6 fortgeschritten, indem an ihm der craniale Rand der ersten Sterno-Costalverbindung dem unteren Rande des 1. Brustwirbels horizontal gegenüberliegt, die ventrale Thoraxwand sich also bereits um eine Wirbelhöhe distalwärts verschoben hat. Da beim erwachsenen menschlichen Thorax, wie bekannt, proximaler Sternalrand und Grenze zwischen dem 2. und 3. Brustwirbel in derselben Horizontalebene liegen, so nimmt der embryonale Thorax am Ende des 2. Fötalmonats auch in dieser Beziehung ungefähr die Mittelstellung zwischen dem primitiven und erwachsenen Zustand ein.

Während sich die Verschiebung der ventralen Thoraxwand an deren proximalem Rande ohne weiteres konstatieren läßt, gibt der Versuch, sie auch für den distalen nachzuweisen, nicht so übereinstimmende Resultate. Das kann seinen Grund darin haben, daß hier der in umgekehrter Richtung wirksame Reductionsprozeß

Digitized by Google

(siehe unten) gerade ausreicht, um die distale Verschiebung aufzuheben.

Der früh embryonale Rippenverlauf unterscheidet sich jedoch vom definitiven nicht nur durch die geringe Gesamtneigung, sondern vor allem auch durch die fehlende oder nur schwach ausgeprägte caudale Wölbung. Während eine solche Krümmung beim Erwachsenen in der Regel der 2. bzw. 3. bis 10. Rippe zukommt, und die Gliederung derselben in dorsalen absteigenden und ventralen aufsteigenden Schenkel bedingt, wird sie bei Embryo 1 vollständig vermißt. Bei Embryo 2 ist sie bereits beiderseits an der 4. bis 10., links außerdem noch an der 3. Rippe erkennbar und fehlt an den übrigen Objekten nur zweimal an der 3. und 4., einmal sogar an der 5. Rippe. Dagegen besteht bezüglich des Grades der Krümmung zwischen Embryo 2 und 7, und noch mehr zwischen jenem und dem Erwachsenen ein bedeutender Unterschied, welcher den Rippenverlauf bei dem ersteren sehr flach erscheinen läßt. Ziehen wir nämlich bei Embryo 2 durch ventrales und dorsales Ende der am stärksten gekrümmten 7. Rippe eine Gerade, so schneidet dieselbe das Mittelstück der proximal vorausgehenden Rippe; die entsprechende Gerade für Embryo 7 geht durch das Mittelstück der 4. Rippe hindurch, und beim Erwachsenen treten uns, die übrigens beträchtlichen Schwankungen außer acht gelassen, im allgemeinen noch differentere Zustände entgegen.

Jedenfalls beweisen aber diese Beobachtungen, daß die primäre Rippenanlage durch annähernd horizontalen Verlauf ausgezeichnet ist und erst sekundär die distale Krümmung sich allmählich entwickelt. Die entgegengesetzte Annahme, nach welcher sich die Rippenschenkel von Anfang an in der definitiven Verlaufsrichtung in der Weise anlegen sollen, daß zuerst der dorsale und zwar gleich mit der definitiven Neigung und später der ventrale an jenen anschließend ebenfalls sofort in aufsteigendem Verlauf sich entwickelt, steht mit den Tatsachen im Widerspruch.

Beachtenswert ist, daß sowohl Krümmung als auch Schiefstellung der Rippen, welche beide dem Zwecke dienen, die respiratorischen Bewegungen des Thorax ausgiebiger zu gestalten, bereits in diesem frühen Entwicklungsstadium zur Beobachtung gelangen.

Der Umstand, daß die Rippenkrümmung in distaler Richtung zunimmt, bedingt eine Höhenzunahme der lateralen Thoraxwand, wodurch der maximale Höhenwert, den ursprünglich die Dorsalwand inne hatte, auf die Seitenwand übergeht.

Digitized by Google

Über die Verlaufsänderung, welche die vertebralen Rippenabschnitte im Laufe der Entwicklung erfahren, wurde anläßlich einiger Bemerkungen über die Entstehung des Sulcus pulmonalis bereits berichtet.

Im Gegensatz zu den rein embryonalen stellen die embryonal atavistischen Merkmale Überreste phylogenetisch älterer Zustände dar. Eine genaue Beurteilung derselben setzt jedoch eingehende vergleichend-anatomische Beobachtungen voraus, welche anzustellen mir aus äußeren Gründen nicht möglich war. Ich beschränke mich auf diesbezügliche Angaben über die Verhältnisse bei den Prosimiern. Die einschlägigen Untersuchungen von G. Rugh nehme ich zum Ausgangspunkte zu einigen wenigen Bemerkungen, welche auf den Vergleich der embryonalen Befunde, die sich mir darboten, mit denen bei den Halbaffen sich beziehen.

Als atavistisches Merkmal ist vor allem die vorübergehend auftretende Kielform des Thorax zu deuten. Bei den niedereren Säugetieren noch fast allgemein verbreitet, wird dieselbe erst in der Reihe der Primaten durch die dorso-ventral abgeplattete ersetzt, welch letztere mit der Erwerbung der aufrechten Körperhaltung und der damit in Zusammenhang stehenden freieren Entfaltung der oberen Extremität zur Ausbildung gelangt. Vorübergehend tritt, wie Embryo 3 dartut, die Kielform auch während der Ontogenese des Menschen auf, jedoch bereits nicht mehr als durchgreifende Erscheinung, sondern auf den proximalen Thoraxabschnitt beschränkt. Distal wird sie in der Entwicklung höchst wahrscheinlich übersprungen, weil hier spezifisch embryonale Verhältnisse der inneren Organe, insbesondere der Leber, ihr Zustandekommen unmöglich machen. Es ist bemerkenswert, daß sich der menschliche Embryo in dieser Hinsicht gerade umgekehrt verhält, als wie es von G. Rugh für das Skelet eines erwachsenen Prosimiers festgestellt worden ist; denn an diesem finden sich die Überreste der Kielform im distalen Thoraxabschnitt vor, während sie sich proximal bereits verloren haben.

Mit dem Ersatz der seitlich abgeplatteten Thoraxform durch die dorso-ventral abgeplattete wird eine andre atavistische Eigentümlichkeit des embryonalen Thorax zum Verschwinden gebracht, nämlich das Überwiegen des dorso-ventralen über den transversalen Thoraxdurchmesser. Diese Veränderung kommt in dem Verhalten des Thoraxindex zum Ausdruck. Für die frühen Embryonal-

Digitized by Google

stadien ist der geringe, sogar unter 1 herabsinkende Wert für jenen charakteristisch; darin spricht sich wiederum der Anschluß an niederere Säugetierformen aus. Die allmähliche Veränderung des Index innerhalb der untersuchten Embryonenserie veranschaulicht die folgende tabellarische Zusammenstellung, in welcher die Maße für die beiden ältesten Embryonen durch Multiplikation mit 2 auf die dem Vergrößerungsmaßstab der übrigen entsprechende Höhe gebracht wurden.

Embryo		Durchmesser und Index in der Höhe der 1. Rippe			Höhe der 4. Rippe			Höhe der 7. Rippe		
Nr.	Größe mm	tr. cm	sag. cm	Index	tr. cm	sag. cm	Index	tr. cm	sag. cm	Index
2	17	6,3	7,4	0,85	8,1 (7,4)	9,0	0,9 (0,82)	11,7 (8,6)	8,5	1,4 (1,0)
3	15	5,0	3,8	1,3	7,0	7,8	0,9	8,3	9,0	0,92
4	23	6,5	5,1	1,3	11,0	8,8	1,25	12,7	10,0	1,3
5	23	6,2	5,0	1,24	10,5	9,2	1,1	14,2	12,0	1,2
6	32	10,4	5,8	1,8	16,4	10,4	1.6	20,6	11,0	1,9
7	37	15,0	6,4	2,3	22,4	13,2	1,7	24,4	13,8	1,7

Die Tabelle lehrt, daß innerhalb der untersuchten Embryonenreihe eine Größenzunahme des Index vom jüngsten zum ältesten Stadium statt hat. Die durch das Verhalten des Index gegebene Reihenfolge der Embryonen stimmt im großen und ganzen mit derjenigen überein, die sich aus der Vergleichung hinsichtlich andrer Merkmale (äußere Form, Verschmelzung der Sternalleisten) ergibt. Am vollkommensten ist die Übereinstimmung für die Höhe der ersten Rippe. Die Kontinuität der Reihe wird daselbst nur durch Embryo 5 unterbrochen, der nach Maßgabe seines Indexwertes einen um 2 Embryonen nach rückwärts verschobenen Platz einnehmen sollte. Für die distalen Thoraxpartien ergeben sich deshalb weniger übereinstimmende Werte, weil hier Einflüsse spezifisch embryonaler Natur in höherem Grade wirksam sind. Doch ist auch hier die Tendenz zur Erhöhung des Indexwertes mit fortschreitender Entwicklung unverkennbar. Mit dem konservativeren Verhalten des distalen Thoraxabschnittes gegenüber dem proximalen, welches besonders deutlich durch Embryo 3 illustriert wird, an welchem einem Indexwert von 1,3 in der oberen Apertur ein durchaus primitives Verhältnis am distalen Thoraxabschnitt gegenübersteht, zeigt sich der menschliche embryonale Thorax in Übereinstimmung mit demjenigen eines erwachsenen Prosimiers. Übrigens ist auch

Digitized by Google

am Brustkorb des erwachsenen Menschen ein ähnlicher, wenn auch nicht so stark ausgeprägter Unterschied zwischen proximaler und distaler Region erkennbar. Für die Apert. sup. vergrößert sich der Index innerhalb unsrer Embryonenreihe von 0,85 auf 2,3. Mit dem letzteren Wert ist am Ende des 2. Fötalmonats ein annähernd dem erwachsenen gleichkommender Zustand erreicht; dagegen steht der Indexwert für die Höhe der 7. Rippe an dem ältesten unsrer Stadien noch bedeutend hinter dem des Erwachsenen zurück. Das primitivste Verhalten bietet wie in andrer, so auch in dieser Hinsicht, der Embryo 2 dar, da an ihm, wie früher hervorgehoben wurde, der sagittale den transversalen Thoraxdurchmesser in der größten Ausdehnung des Brustkorbes nicht unbeträchtlich an Länge übertrifft. Es ist von Interesse, daß dieser Thorax mit Rücksicht auf das Durchmesserverhältnis sogar auf einer tieferen Stufe steht, als sie nach den Angaben von G. Ruge dem diesbezüglich primitivsten Prosimier zukommt, während der erwachsene menschliche Thorax immerhin gegenüber dem differentesten Halbaffen einen deutlich fortgeschrittenen Zustand bedeutet. Es zeigt sich darin die große Breite, innerhalb welcher der Indexwert während der Ontogenese des Menschen schwankt.

Durch Ruges Untersuchungen ist bekannt geworden, daß die segmentale Verkürzung des Rumpfes, welche sich innerhalb der Primaten bemerkbar macht, bei den Prosimiern die Gesamtform des Brustkorbes nicht nur im Sinne einer Verkürzung und Verbreiterung verändert, sondern außerdem noch das Längenverhältnis zwischen dorsaler und ventraler Thoraxwand dahin modifiziert, daß die erstere sich gegenüber der letzteren allmählich verkürzt. Um zu entscheiden, ob ein ähnlicher Vorgang sich auch innerhalb unsrer Embryonen würde nachweisen lassen, wurde jenes Verhältnis an allen derselben bestimmt; die Resultate sind in der nachstehenden Tabelle zusammengestellt. Dabei wurde die Länge der dorsalen Thoraxwand an der Ventralfläche der Wirbelsäule vom oberen Rande des 1. bis zum unteren Rand des 12. Brustwirbels gemessen, während als Maß für die ventrale die Länge des Sternalstückes genommen wurde, welches durch den oberen Rand der 1. und den unteren Rand der letzten (immer 7.) Rippeninsertion begrenzt ist.

Digitized by Google

Embryo	Länge der dorsalen Wand cm	Länge der ventralen Wand cm	Verhältnis der Längen von dorsaler und ventraler Wand
2	11,5	9,3	1,23 : 1
3	11,3	7,0	1,6 : 1
4	14,5	8,0	1,8 : 1
5	15,2	8,0	1,9 : 1
6	21,0	11,2	1,9 : 1
7	25,6	13,8	1,9 : 1

Die Tabelle ergibt nun, daß in der Reihenfolge, in welcher sich die untersuchten Embryonen auf Grund der früheren Vergleichspunkte aneinander reihen, eine Verkürzung der ventralen gegenüber der dorsalen Thoraxwand statthat, und sich demnach bei jenen ein Vorgang vollzieht, der dem von G. Ruge bei den Prosimiern beobachteten gerade entgegengesetzt ist. Durch die relative Verkürzung der ventralen Thoraxwand wird der Wert des besagten Verhältnisses im Laufe des 2. Fötalmonates von 1,23 : 1 auf 1,9 : 1 erhöht.

In dem Fehlen der Sulci pulmonales (Fig. 21), wie es an den vier jüngsten Embryonen konstatiert werden konnte, tritt uns eine weitere Erscheinung entgegen, in welcher der embryonale menschliche Thorax mit phylogenetisch früheren Zuständen übereinstimmt. In gewissem Sinne ist dasselbe selbstverständlich auch rein embryonales Merkmal, bedingt durch das relativ späte Einsetzen der Entwicklung der Lungen, denen die Sulci ihre Entstehung verdanken. Diese stellen eine phylogenetisch junge Erwerbung dar; sie fehlen noch vollständig den niederen Säugetieren, ebenso, wie G. Ruge hervorhebt, der Mehrzahl der Prosimier und finden sich erst bei den höheren Primaten und insbesondere dem Menschen in zunehmender Deutlichkeit ausgebildet. Die Art und Weise ihrer ersten Entwicklung wurde früher geschildert, wo auch der Grad, den die letztere am Ende des 2. Fötalmonats erreicht hat, angegeben ist.

Zahl der miteinander verbundenen Rippen. Verbindungen zwischen den Rippen können entweder durch die Sternalanlage vermittelt, oder direkte, Intercostalverbindungen im engern Sinne, sein. Bekanntlich findet sich der erstere Modus am erwachsenen menschlichen Thorax in der Regel an den sieben ersten Rippen vertreten, während direkte Intercostalverbindungen zwischen der 5. bzw. 6.—10. Rippe bestehen, und die zwei letzten Rippenpaare

Digitized by Google

gewöhnlich ohne Zusammenhang mit benachbarten Rippen sind. Ebenso ist bekannt, daß die Mehrzahl der übrigen Säugetiere durch den Besitz von mehr als sieben sternalen Rippen ausgezeichnet ist und daß sich in ihrer Reihe aufwärts unter dem Einfluß des mehrfach erwähnten, segmentalen Verkürzungsprozesses im allgemeinen eine Reduktion der Anzahl sternaler Rippen geltend macht, welche beim Orang sogar der 7. Rippe für gewöhnlich den Verband mit dem Sternum genommen hat. Für den menschlichen Embryo hat G. Ruge den vorübergehenden Zusammenhang der Sternalanlage mit acht Rippen nachgewiesen und später in der Arbeit über den »Verkürzungsprozeß am Rumpfe der Halbaffen« den Ausspruch getan, »daß in der Berührung der freien Rippenenden (am erwachsenen Individuum) die letzte Andeutung einer früher vorhanden gewesenen Verbindung mit dem Brustbeine erhalten blieb«. Ausgehend von diesen Angaben handelte es sich nun zunächst darum, auch unser Material auf das Vorhandensein von Verbindungen distal auf die 7. folgender Rippen mit der Sternalanlage zu prüfen. Das Resultat war das folgende: Ein Zusammenhang von mehr als 7 Rippen mit der Sternalanlage konnte nirgends mit Sicherheit nachgewiesen werden. Eine ganz lockere, bindegewebige Verbindung besteht zwar an Embryo 7 zwischen Schwertfortsatz und rechter 8. Rippe, in ziemlich großer Entfernung von der Spitze der letzteren. Doch dürfte dieses Verhalten zufolge des Mangels ähnlicher Zustände an jüngeren Stadien, eher als bleibendes, denn als vorübergehendes embryonales zu betrachten sein, und würde sich dasselbe den nicht seltenen Fällen anreihen, wo noch am erwachsenen Thorax mehr als sieben Rippen sternalen Anschluß besitzen. An Embryo 3 fällt die 8. Rippe beider Seiten dadurch auf, daß sie sich ebenso weit ventralwärts ausdehnt wie die 7. und deshalb mit dem ventralen Ende in die Fortsetzung der Sternalleiste zu liegen kommt. Doch läßt sich auch hier ein deutlicher Zusammenhang mit dieser nicht nachweisen.

Im Gegensatz zu diesem negativen Resultat bezüglich Anzahl sternaler Rippen bieten sich in den direkten Intercostalverbindungen zwischen den distalen Rippen Zustände dar, die mit Rücksicht auf die zu beantwortende Frage von Interesse sind.

Von direkten Intercostalverbindungen werden in der Embryonalzeit zweierlei Formen beobachtet, die ich als apicale und marginale einander gegenüberstellen möchte.

Die apicale Intercostalverbindung findet sich in der frühesten Entwicklungsperiode, wie sie durch die Embryonen 2

Digitized by Google

und 3 repräsentiert wird, ausgebildet und ist für uns die bedeutungsvollere. Wie die Bezeichnung andeuten soll, hat sie zwischen der Spitze einer distalen und dem distalen Rande der nächst proximalen Rippe statt. Sie besteht in einem Bindegewebsstrang, der durch den Aufbau aus dicht gelagerten, rundlichen und intensiv karminrot gefärbten Zellen Ähnlichkeit mit Vorknorpelgewebe und eine ziemlich scharfe Abgrenzung gegenüber dem umgebenden indifferenten Körperbindegewebe gewinnt. Er zieht von der Spitze der distalen Rippe, in der Dicke ungefähr mit dieser übereinstimmend, zur gegenüberliegenden Stelle der proximalen und geht geweblich ohne scharfe Grenze in den Vorknorpel der Rippenanlage über. Sie kam an zweien der untersuchten Embryonen, bei maximaler Ausbreitung an drei Rippen, nämlich der 8.—10. zur Beobachtung; 11. und 12. Rippe endeten ventral immer vollkommen frei. Ebenso waren an allen älteren Stadien die apicalen Intercostalverbindungen spurlos verschwunden. Die Spitzen der auf die letzte sternale, ausnahmslos 7., folgenden Rippen sind zu dieser Zeit allseitig von gewöhnlichem Körperbindegewebe umgeben, das sie in mehr oder weniger mächtiger Schicht von den proximalen Nachbarn trennt. Wie bekannt, geht auch dem erwachsenen menschlichen Thorax die apicale Intercostalverbindung in diesem Sinne ab, indem hier zwar eine sehr innige Anlagerung der ventralen Enden von 8.—10. Rippe an je die vorausgehende, nie aber eine derartige gewebliche Kontinuität zustande kommt. Die apicale Intercostalverbindung beschränkt sich demnach auf die früheste Embryonalzeit und wird schon um die Mitte des 2. Fötalmonats wieder aufgegeben.

Als Ersatz entwickelt sich nun die marginale Intercostalverbindung. Im Gegensatz zu der apicalen liegt dieselbe stets in einiger, distalwärts zunehmender Entfernung von dem zugehörigen ventralen Rippenende und verbindet daselbst die einander zugekehrten Rippenränder miteinander. Sie kommt nicht ausschließlich zwischen asternalen, sondern auch zwischen den letzten sternalen Rippen vor. Ihr erstes Auftreten fällt in eine Zeit, wo sich die apicalen Intercostalverbindungen bereits wieder gelöst haben; sie wurde zum erstenmal an einem Embryo von 32 mm Scheitelsteißlänge beobachtet und entwickelt sich in proximo-distaler Richtung, soweit aus meinen wenigen Beobachtungen hervorzugehen scheint, in der Weise, daß die proximale Rippe der distalen einen knorpeligen Fortsatz entgegensendet, der sich mit dem proximo-dorsalen Rande der distalen verbindet. Dabei kommt es anscheinend vorüber-

Digitized by Google

gehend zu einer knorpeligen Kontinuität zwischen den beteiligten Rippen (siehe Embryo 7, Intercostalverbindung zwischen 7. und 8. rechter Rippe), aus welcher erst sekundär durch Rückdifferenzierung des Knorpels das Interchondralgelenk, wie es vom erwachsenen menschlichen Thorax in der Ausdehnung von der 5.—10. Rippe bekannt ist, hervorgeht. Zu einer eigentlichen Gelenkverbindung ist es an keinem unsrer Objekte gekommen.

Nach den Untersuchungen G. Ruges tritt die marginale Intercostalverbindung in der Säugetierreihe nicht früher als gelegentlich bei den Prosimiern und konstant erst bei den Anthropoiden auf. Sie wird von Ruge gedeutet als »der Ausdruck einer kompensatorisch wiedergewonnenen Festigkeit der hinteren ventralen Thoraxwand, nachdem eine Anzahl sternaler Rippen den Verband mit dem Sternum einbüßte«.

Anders verhält es sich mit der apicalen Intercostalverbindung. Das Auftreten in frühester Embryonalzeit und die bald erfolgende Rückbildung lassen sie als eine für das spätere Leben des Individuums bedeutungslose Einrichtung erkennen. Da ihre Entstehung auch nicht auf äußere Einflüsse zurückgeführt werden kann, indem solche im höchsten Fall eine weitgehende gegenseitige Annäherung der Rippen, nicht aber eine gewebliche Kontinuität bedingen könnten, so bleibt nichts andres übrig, als in ihr einen vererbten Zustand zu sehen, der als Überrest phylogenetisch älterer Einrichtungen in der Ontogenese des Menschen vorübergehend zur Ausbildung gelangt. Über ihre Deutung kann meines Erachtens kaum ein Zweifel bestehen. Die Lagebeziehung des fraglichen Gewebszuges zum ventralen Ende der zugehörigen Rippe und die große gewebliche Übereinstimmung mit diesem führt, zusammengehalten mit dem Umstand, daß in dieser Lokalisation in der ganzen Säugetierreihe keine andern Skeletteile als Rippen und deren Abkömmlinge, der Sternalapparat, bekannt sind, zu der Auffassung, daß jene vorknorpelähnlichen Verbindungsstücke ebenfalls als Bildungsprodukt der Rippen und damit als Überrest des distalen Teiles des ursprünglich auf eine größere Anzahl von Rippen ausgedehnten Sternum zu betrachten sind. Das Getrenntbleiben der einzelnen, je von einer Rippe gebildeten, Sternalstücke läßt sich daraus verstehen, daß die im Gefolge der Reductionsvorgänge, welche die ventralen Abschnitte der asternalen Rippen betreffen, auftretenden Unterschiede in der ventralen Ausdehnung der letzteren ihre Verbindung untereinander und mit der Sternalleiste unmöglich machen

Digitized by Google

und die Vereinigung mit dem distalen Rande der je nächst proximalen Rippe in einiger Entfernung von deren Spitze zustande kommen lassen. Über das Schicksal dieser Sternalstücke im Laufe der späteren Entwicklung geben unsre Objekte keinen Aufschluß. Es bestehen in dieser Beziehung hauptsächlich zwei Möglichkeiten: entweder verfallen sie der vollständigen Reduktion, oder sie gehen unter Loslösung von den zugehörigen Rippen und folgender Verbindung mit der Sternalleiste in die Schwertfortsatzanlage über. Mit der letzteren Vermutung steht die Tatsache im Einklang, daß sich an keinem der durch apicale Intercostalverbindung ausgezeichneten Objekte eine distinkte Schwertfortsatzanlage vorfindet, eine solche jedoch beim ersten, wo jene verschwunden sind, auftritt. Gleich nach der Auflösung der apicalen Intercostalverbindungen sind die Spitzen der 8. und 9. Rippe durch größere Abstände von den je proximal benachbarten getrennt als später, wo sich die definitive Anlagerung ausbildet.

Wenn die Deutung des apicalen Verbindungsstückes als Sternalstück richtig ist, so läßt sich für den Menschen entwicklungsgeschichtlich die sternale Natur noch für die drei ersten der später asternalen Rippen nachweisen, d. h. für alle diejenigen, die im erwachsenen Zustand durch die Anlagerung ihrer ventralen Enden an proximalere Rippen, mit andern Worten durch den Besitz eines aufsteigenden Schenkels ausgezeichnet sind. Für 11. und 12. Rippe läge allem Anscheine nach die Aufgabe des sternalen Zusammenhanges phylogenetisch zu weit zurück, als daß er sich ontogenetisch noch nachweisen ließe. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Vermutung von MINOT Bestätigung finden werde, nach welcher die Verbindung zwischen den ventralen Rippenenden vorübergehend noch über sämtliche Rippen sich erstrecken soll. Jedenfalls glaube ich seine Annahme, »daß sich später das Verbindungsstück zwischen 7. und 12. Rippe fibrillär umwandle und zu den Ligg. intercostalia anteriora ausbilde, welche demnach morphologisch eine Verlängerung des Brustbeines darstellen würden«, schon auf Grund der jetzigen Befunde zurückweisen zu müssen, da die apicale Intercostalverbindung in der 2. Hälfte des 2. Fötalmonats spurlos verschwunden ist und indifferentem Bindegewebe Platz gemacht hat.

Der Reductionsprozeß, der sich an den ventralen Teilen der distalen Rippen abspielt, zeitigt neben der Loslösung dieser vom Sternum noch eine andre Erscheinung, nämlich das Auftreten der isolierten Vorknorpellager, wie sie an zwei Embryonen

Digitized by Google

(4 und 7) in der Verlängerung der 10. und 11. Rippe vorgefunden und beschrieben wurden. Daß diese Gebilde zum Costalapparat gehören, beweisen sowohl Lokalisation und Zeit ihres Auftretens als auch ihr geweblicher Charakter. Es wurde bei der Beschreibung des Embryo 4 hervorgehoben, daß ihre Lage daselbst in auffallender Weise derjenigen gleichkommt, welche der Spitze der betreffenden Rippe zukäme, falls die letztere nicht ungleich stärker als die vorausgehenden von der ventralen Reduktion betroffen wäre. Für Embryo 7 ist es nicht möglich, eine solche Übereinstimmung nachzuweisen, da dort kein konstantes Verhältnis zwischen den Größen der aufeinander folgenden Rippenspitzenabstände besteht.

Für das Auftreten dieser Vorknorpelinseln erscheinen zunächst zwei Wege der Deutung zulässig. Entweder stellt die diskontinuierliche Anlage der Rippe einen vorübergehenden embryonalen Zustand dar, auf den die Vereinigung zu einer einheitlichen nachträglich folgt; oder es handelt sich um eine bleibende Trennung, die dadurch bedingt ist, daß die Reduktion der betreffenden Rippe vom ventralen Ende nicht gleichmäßig in dorsaler Richtung fortgeschritten ist, sondern ein Mittelstück derselben in höherem Maße als die benachbarten Teile betroffen hat. Gegen die erstere Annahme spricht einerseits die nachgewiesenermaßen streng in dorso-ventraler Richtung fortschreitende Entwicklung der Rippe, anderseits ihre Unzulänglichkeit zur Erklärung des Auftretens ähnlicher Knorpelinseln, die nicht allzu selten im erwachsenen Zustand in der Verlängerung einzelner asternaler Rippen in der Bauchmuskulatur beobachtbar sind und zweifelsohne aus solchen Vorknorpelinseln früherer Stadien hervorgehen. Die letzteren werden als das bleibende Produkt einer ungleichmäßigen Rückbildung zu betrachten sein. Wenn die Vorknorpelinsel, die sich nur in der Verlängerung solcher Rippen nachweisen ließ, welche gegenüber den proximalen Nachbarn durch den Verlust des ganzen ventralen Schenkels ausgezeichnet waren, in der Tat der früheren Rippenspitze entsprechen sollte, so ließe sich ihr Erhaltenbleiben vielleicht aus der erhöhten Bedeutung, die ihr als einstiger Vermittlerin der Verbindung mit andern Rippen zukommt, verstehen.

Das Vorkommen dieser frühzeitig auftretenden Vorknorpelinseln ist nicht nur als Ausdruck für den mehrfach erwähnten Rückbildungsprozeß an den distalen Rippen, sondern auch deshalb von Interesse, weil es einen neuen Beweis für die Möglichkeit bildet, daß ursprünglich (d. h. phylogenetisch) einheitliche Skeletstücke

Digitized by Google

ontogenetisch bereits primär in diskontinuirlicher Anlage auftreten können, und daß es infolgedessen nicht statthaft ist, daß man zwei Skeletteilen die ursprüngliche Zusammengehörigkeit nur deshalb abspricht, weil dieselbe sich ontogenetisch nicht mehr nachweisen läßt.

Als letztes wichtiges embryonal-atavistisches Merkmal sei noch das Vorkommen von Rippenanlagen außerhalb der Thoracalgegend, in der Cervical- und Lumbalregion angeführt. Gelegentlich beim Erwachsenen in diesen Gegenden vorgefundene überzählige Rippen wurden längst in diesem Sinne gedeutet. E. Rosenberg hat zuerst eine Reihe von menschlichen Embryonen unter anderm auch auf die Verbreitung selbständiger Rippenanlagen untersucht und sich bereits 1876 in seiner bekannten Arbeit über die Entwicklung der Wirbelsäule für die Konstanz des embryonalen Auftretens selbständiger Rippenanlagen an sämtlichen Lumbalwirbeln ausgesprochen. Von späteren Forschern kamen Holl ('82) und Hagen ('00) zu andern Resultaten. Ersterer konnte unter einer größeren Anzahl menschlicher Embryonen nur ein einziges Mal ein 13. Rippenpaar konstatieren, und zwar in einem Falle, wo sich dasselbe nach seiner Ansicht wahrscheinlich auch im erwachsenen Zustand der Wirbelsäule erhalten hätte. An allen andern Objekten wurde eine selbständige Rippenanlage im Bereich der Lumbalwirbelsäule vollkommen vermißt, welcher Befund Holl zu der Annahme veranlaßte, daß auch für den 1. Lumbalwirbel die selbständige Anlage des Rippenrudimentes nicht als konstantes embryonales Vorkommnis zu betrachten sei.

Zu ähnlichem Ergebnis gelangt Hagen. Er gibt an, daß sich zwar an den Lendenwirbeln den Rippen entsprechende vorknorpelige echte Proc. costarii vorfinden, die jedoch vom Zeitpunkt der Verknorpelung an nicht mehr zu sehen seien, und daß die Bildung der Querfortsätze der Lendenwirbel aus einheitlicher Anlage und nicht durch Verschmelzung zweier getrennter Anlagen erfolge; dieselbe entspringe an Wirbelkörper und -bogen und entspreche daher mehr als einem Querfortsatz der Brustwirbel.

Ich konnte dreimal, an Embryonen von 15—23 mm Scheitelsteißlänge an sämtlichen Lumbalwirbeln selbständige knorpelige oder vorknorpelige Rippenanlagen beobachten. In der Lagerung zeigen sie das von E. Rosenberg beschriebene Verhalten. Die ansehnlichste Größe wiesen sie in der Höhe des 3. Lumbalwirbels

Digitized by Google

auf, die fortgeschrittenste histologische Entwicklung am 5. Lumbalwirbel. Sie werden hier bereits in knorpeligem Zustand angetroffen, wenn sie proximal noch vollständig vorknorpelig oder erst central verknorpelt sind. In Übereinstimmung mit der in distaler Richtung wahrnehmbaren Annäherung der Rippenanlage an die Seitenfläche des Wirbelkörpers erfolgt ihre Verschmelzung mit diesem am frühesten am 5. Lumbalwirbel; daselbst war sie an den Embryonen 3 und 4 bereits vollzogen, so zwar, daß die ursprüngliche Trennung im Gebiet der Verschmelzungszone noch deutlich durch die Kleinheit der Zellen markiert war. Die Vereinigung mit den übrigen Wirbelkörpern und den Bogenbasen folgt proximalwärts fortschreitend nach; sie scheint um die Mitte des 2. Fötalmonats unter normalen Verhältnissen beendet zu sein. Sie dürfte jedoch mit Wahrscheinlichkeit erst an der verknorpelten Rippenanlage statthaben.

Die Befunde von Rosenberg werden mithin durch unsre Objekte vollauf bestätigt. Die diesbezüglichen negativen Resultate von Holl sind vermutlich auf die Benutzung ungeeigneten Materials zurückzuführen; da dasselbe sich aus Embryonen von 20—45 mm Wirbelsäulenlänge zusammensetzte, unter unsern Objekten aber schon bei einer Scheitelsteißlänge von 23 mm selbständige Rippenanlagen vermißt wurden.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie an den lumbalen, begegnen uns an einigen embryonalen cervicalen Wirbeln, an denen ebenfalls das in der ventralen Querfortsatzspange enthaltene Rippenrudiment in selbständiger Anlage auftritt. Dieses Verhalten konnte im Maximum für die zwei letzten Halswirbel (siehe Embryo 2) beobachtet werden und dürfte wenigstens für den 7. als konstant vorkommend angenommen werden, da derselbe in verschiedenen Stadien die noch vorhandene oder ursprüngliche Selbständigkeit des Rippenrudimentes erkennen ließ. Ob dasselbe auch für den 6. und gar für die übrigen Halswirbel gilt, oder ob sich an diesen der Querfortsatz, wie Hagen für sämtliche Halswirbel annimmt, ganz durch Auswachsen aus dem Wirbelkörper entwickelt, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Jedenfalls gibt das cervicale Rippenrudiment die Selbständigkeit viel früher auf als das lumbale, was daraus verständlich wird, daß die Halswirbelsäule in der Säugetierreihe fast konstant den für den erwachsenen Menschen normalen Wirbelbestand aufweist, ihre Wirbel demnach schon sehr lange keine frei entwickelten Rippen mehr tragen, während anderseits noch bei der Mehrzahl der Anthropoiden die distalste wohlentwickelte Rippe des

Digitized by Google

erwachsenen Individuum einem distal vom 19. gelegenen Wirbel angehört.

Zum Schlusse sei noch auf das ontogenetische Auftreten der Episternalgebilde und der als Homologa der Hypochordalspangen Froriers gedeuteten Bildungen aufmerksam gemacht, die sich ebenfalls nur als atavistische Erscheinungen verstehen lassen, zu deren völliger Klarlegung jedoch erneute Beobachtungen erforderlich sind.

Literaturverzeichnis.

1) Bardeen, Ch. R., The development of the thoracic vertebrae in man. The Americ. Journ. of Anat. Vol. IV. 1905.
2) Barchielli, Alberto, Variazioni del margine superiore dello sterno umano e loro significato. Monit. zool. ital. Vol. XV. 1904. pag. 54—61. 2 tav.
3) Bruch, C., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschriften der allgem. schweiz. Gesellsch. für die gesammten Naturwissenschaften. Bd. XII. Zürich 1852.
4) Eggeling, H., Über den oberen Rand des menschlichen Brustbeinhandgriffes. Verhandl. der anatom. Gesellschaft. 17. Vers. 1903. S. 41—48. 10 Figuren.
5) —— Zur Morphologie des Manubrium sterni. Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena. Bd. XI. — Festschrift für Haeckel. 1904. S. 59—114. 1 Tafel 43 Figuren.
6) Froriep, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1883.
7) —— Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugetierembryonen. Ebenda. 1886.
8) Goette, A., Zur Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.
9) Hagen, W., Zur Bildung des Knorpelskelets beim menschlichen Embryo. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1900.
10) Hoffmann, C. K., Zur Morphologie der Rippen in.: Zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. IV. 1878. S. 112—248.
11) —— Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Ebenda. Bd. V.
12) Holl, M., Über die richtige Deutung der Querfortsätze der Lendenwirbel und die Entwickelung der Wirbelsäule des Menschen. Sitzungsber. der K. Akademie der Wissenschaften Wien. Bd. LXXXV. Abt. III. 1882.

Digitized by Google

13) Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879.
14) Kollmann, J., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1898.
15) Minot, Ch. S., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsch von Dr. Sándor-Kaestner. 1894.
16) Paterson, A. M., The sternum, its early development and ossification in man and mammals. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXV. 1901.
17) —— Development of the Sternum and Shoulder girdle in Mammals. Brit. med. Journ. 1902. Vol. II. pag. 777.
18) —— The human sternum. Three lectures delivered at the Royal College of Surgeons, England. London 1904.
19) Rosenberg, E., Über die Entwicklung der Wirbelsäule und des Centrale carpi des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1876.
20) Ruge, G., Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sterno-clavicularverbindung des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. Heft 3. 1880.
21) —— Der Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. Heft 2. 1892.
22) Schauinsland, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. in: Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.
23) Schultze, O., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. 1897.

Digitized by Google

Versuch einer mathematischen Theorie der Hautleistenfiguren der Primaten-Palma und -Planta.

Von

G. Kolossoff und **Dr. E. Paukul**

Professor der angewandten Mathematik, Privatdozent,

Jurjew (Dorpat).

Mit 7 Figuren im Text.

»The ridges seem to me to act in a somewhat analogous way to the whiskers of a dog or cat.«

GALTON.

Im XXXIII. und XXXIV. Bande dieser Zeitschrift ist die interessante Arbeit von Dr. OTTO SCHLAGINHAUFEN »Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma« veröffentlicht worden. Unter anderm unterzog der Autor die wertvollen Untersuchungen FÉRÉS[1] einer Prüfung, und als Hauptresultat der eignen Beobachtungen, auf Grund des physiologischen Versuchs, ergaben sich die Sätze über die Unterstützung der Tastfunktion durch die Hautleisten (Bd. XXXIII, S. 671). Diesen Leisten wurde auch von einigen andern Autoren eine physiologische Bedeutung zugeschrieben: ALIX, GALTON, HEPBURN, KOLLMANN, STERN u. a.[2]. Unsre Bestrebungen, eine vollständige mathematische Theorie der Hautleisten zu geben, haben uns zu Schlüssen geführt, die analog den Ausführungen des Dr. SCHLAGINHAUFEN sind. Wir erlauben uns daher, auch in dieser Zeitschrift die Resultate unsrer Erörterungen

[1] FÉRÉ, Note sur la sensibilité de la pulpe des doigts. C. R. soc. biol. T. XLVII. 1895.

[2] Ein reiches Literaturverzeichnis über diese Frage befindet sich in der Arbeit von Dr. SCHLAGINHAUFEN.

Digitized by Google

bekannt zu geben[1]. Wir wollen dabei nicht zu weit ins mathematische Gebiet hinübergreifen, da dieses nicht der Aufgabe der vorliegenden Zeitschrift und dem Kreise ihrer Leser angepaßt erscheint. Eine bemerkenswerte Regelmäßigkeit der Hautleistenfiguren der Palma und der Planta des Menschen und seiner Vorfahren, der Affen und Halbaffen, weist ohne Zweifel auf ein bestimmtes Gesetz hin, dem die Figuren ihre Entstehung verdanken. Und da überhaupt die körperliche Gestaltung eines lebenden Wesens auf dem Wege der Anpassung des Organismus an seine Umgebung entstanden ist, so führt dieser Umstand auf den Gedanken, nach jenen Grundursachen der Formen zu suchen, welche die Leistenfiguren aufweisen.

Es sei erwähnt, daß man analogen Kurvenformen in andern graphischen Darstellungen der Naturforschung begegnet, wie z. B. in der Meteorologie: auf den synoptischen Karten unterscheiden die Meteorologen sechs Kurventypen des gleichen Druckes, welche den schon von PURKINJE aufgestellten Typen der Leistenfiguren sehr ähnlich erscheinen.

Obgleich die Frage von der Herkunft der Hautleistenfiguren schon lange die Naturforscher beschäftigte, die sich nicht mehr mit den mystischen Deutungen des Altertums begnügten, so finden wir doch nur in der letzten Zeit Versuche, auf die eine oder andre Art die Bedeutung und die Genesis der Leistenfiguren sich klar zu machen. Dieses geschah vielleicht auch nur dank dem großen Interesse, das die Fingerabdrücke bei der Identitätsfeststellung und ihre Verwendung in der Kriminalanthropologie hervorriefen. Danach ist nach einigen Autoren (z. B. WILDER[2]) die Herkunft des Leistensystems auf eine Faltenbildung der Haut zurückzuführen, wie sie an denjenigen Stellen der Beugefläche, welche beim Gliedergebrauche am öftesten und am engsten (Gehen, Klettern) mit den Gegenständen der Außenwelt in Berührung kommen, in unmittelbarer mechanischer Weise entsteht. Einer solchen Annahme widerspricht aber der überall gleiche Abstand der Linien voneinander, weil schon eine theoretische Betrachtung darauf hinweist, daß die Falten in dem Falle den Charakter des schichtenweisen Aufbaues der Bäume aufweisen werden, wie man ihn beim Querschnitt beobachtet, und wo die Ungleichförmigkeit der Schichten den mannigfachen Bedingungen

[1] Diese Untersuchungen wurden bereits im Jahre 1904 in einer Sitzung der Naturforschergesellschaft der hiesigen Universität mitgeteilt.

[2] WILDER, On the disposition of the epidermic Folds upon the palms and soles of primates. Anatom. Anzeiger. Bd. XIII. 1897.

Digitized by Google

der Nahrungsaufnahme, der Belichtung u. a. zugeschrieben wird. Andre Forscher, wie z. B. Miss Inez L. Whipple[1] teilt den Hautleisten lediglich die Aufgabe des besseren Fassens der Gegenstände, infolge der vergrößerten Reibung, zu und stellt den Satz auf, daß die Leisten der Haut stets rechtwinklig zu derjenigen Richtung verliefen, in welcher die zum Ausgleiten antreibende Kraft wirke, und daß die Richtung der letzteren ihrerseits wieder von der Ballenform und der Flexions- und der Bewegungsrichtung in Abhängigkeit stehe. Mit der letzten Annahme stimmen wir im Prinzip überein, da es für uns keinem Zweifel unterliegt, daß die Linien unter anderm ein besseres Erfassen der Gegenstände unterstützen; diese Unterstützung äußert sich aber nicht so sehr in einer Vergrößerung der Reibung wie in einem erhöhten Orientierungsvermögen des Organismus über die Form des zu erfassenden Gegenstandes, wodurch eine rationellere Verteilung der Muskelkraft herbeigeführt wird, welcher entschieden hierbei eine wichtigere Aufgabe zukommt als einer Erhöhung der Reibung. Würde es sich ausschließlich um eine Unterstützung der Reibung handeln, so wäre nicht eine mit Leisten bedeckte Oberfläche, sondern eine solche, die kleine Erhabenheiten trägt, geeigneter, da letztere immer für Reibung beitragen, während die Leisten dieses nur dann tun, wenn die Direktion des Ausgleitens an der Oberfläche des erfaßten Gegenstandes rechtwinklig zu den Leisten angeordnet ist, was aber bei keiner Anordnungsform der Leisten beständig eintreten kann, wenn wir die verschiedensten Stellungen im Auge behalten, welche die Handfläche einnehmen kann gegenüber der Oberfläche der zu erfassenden Gegenstände. Und in der Tat sind bei denjenigen Primaten, deren Extremitäten plötzliche ruckweise Bewegungen ausführen, wie das beim Schwingen von Baum zu Baum und von Ast zu Ast geschieht, Teile der Planta mit inselförmigen Erhabenheiten (Insulae) bedeckt, wie Dr. Schlaginhaufen sie auf dem Plantarrelief von *Lemur macaco* L. sehr anschaulich wiedergegeben hat (diese Zeitschrift Bd. XXXIV, S. 6). Solchen Felderungen der Planta begegnet man bei *Lemur*, *Galago* und *Tarsius*. Wir verweisen auf die Abbildungen in Dr. Schlaginhaufens Arbeit von: Familie Lemurinae — Fig. 85, 86, 87, 88, 89, 90 (Bd. XXXIV, S. 10—15); Familie Galaginae —

[1] Whipple, The ventral surface of the mammalian Chiridium, with especial reference to the condition found in man. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. VII. 1904.

Digitized by Google

Fig. 93, *Galago garnetti* Scl. (S. 18); Familie Tarsiinae — Fig 102, *Tarsius tarsius* Forbes (S. 26). Dagegen kommt es zu keinen Inselbildungen beim Menschen und bei denjenigen Arten, welche selten Bäume erklettern: Familie Cercopithecidae — Fig. 72, Vola von *Papio hamadryas* Geoffr. (Bd. XXXIII, S. 653), *Macacus inuus* und Fig. 1, *Macacus nemestrinus* F. Cuv. (S. 612). Man sieht bei letzteren nur Liniensysteme, die regelmäßiger angeordnet sind als bei den oben genannten Arten, welche sich auf Bäumen aufhalten.

Das Liniensystem weist außerdem eine besondere Eigentümlichkeit auf, die darin besteht, daß die an der Vereinigungsstelle je zweier Finger bzw. Zehen liegenden Linien in die Richtung der Zwischenfinger bzw. -Zehenräume verlaufen und die sogenannten Triradii als Abgrenzungsstellen der einzelnen Leistenbezirke bilden. Würde den Hautleisten die Aufgabe obliegen, das Ausgleiten zu hemmen, so dürften die Linien nicht die obige Richtung einschlagen, da ja beim Ergreifen und Festhalten eines Gegenstandes die zum Ausgleiten antreibende Kraft auch jene Richtung nehmen würde, und es daher einzig zweckmäßig wäre, falls die Linien eine senkrechte Direktion zur letzteren Richtung erhalten würden.

Eine weitere Ansicht, die bereits von MALPIGHI ausgesprochen worden ist, geht dahin, daß die Hautleisten hauptsächlich die Tastfunktion beherrschen, welche Eigenschaft nur durch eine reiche Verbindung der Hautleisten mit dem Nervensystem vermöge der mannigfachen Nervenendigungsformen vermittelt wird.

Zu dieser Anschauung neigen die Arbeiten von FÉRÉ und Dr. SCHLAGINHAUFEN. Letzterer stellte auf Grund physiologischer Versuche fest, daß die Intensität des Ortssinnes, der mit Hilfe eines ästhesiometrischen Zirkels gemessen wurde, in Abhängigkeit steht von der Richtung der Verbindungsgeraden der beiden Zirkelspitzenstellungen zu der Verlaufsrichtung der Hautleisten. Im übrigen bringt allein eine vergleichende Zusammenstellung der mit Leisten und Leistenfiguren ausgestatteten Hautgebiete mit denjenigen Gebieten ohne solche auf den Gedanken, daß die Hautleisten den Ortssinn unterstützen. So finden wir nach E. H. WEBER[1] den Ortssinn für die Volarseite des letzten Fingergliedes durch 2,3 mm ausgedrückt, welcher Wert nur noch von der Zungenspitze überholt wird, wo er 1,1 mm beträgt, während auf dem Rücken der Hand

[1] VIERORDT, Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen. Jena 1893.

Digitized by Google

derselbe auf 31,6 mm bestimmt worden ist. Dagegen beträgt der Drucksinn (minimale empfundene Druckwerte) nach AUBERT und KAMLER auf der Volarseite des letzten Fingergliedes 35—115 mg, auf dem Handrücken aber 2—5 mg. Wir sehen also, daß die Fingerspitzen nicht stark auf den Druck reagieren, was man schon a priori annehmen kann, wenn man die dicke Epidermisschicht in Betracht zieht, womit die Volarseite bedeckt ist. Da nun aber der Ortssinn auf diesen Körperstellen so sehr ausgeprägt ist, so werden wir zu der Voraussetzung gedrängt, den Grund hierfür in den die Epidermis bedeckenden Hautleisten zu suchen.

Bevor wir unsre eignen Anschauungen in dieser Frage darlegen, sei bemerkt, daß wir die Ansicht der letzteren Forscher über die Bedeutung der Hautleisten teilen und diesen Linien eine sehr wichtige physiologische Aufgabe zuschreiben.

Wir glauben, daß der Organismus mit ihrer Hilfe sich über die Oberflächenform der Gegenstände orientiert, welche von dem linienbedeckten Körperteile berührt werden, d. h. sie erscheinen als wichtige Hilfsorgane des Tastsinnes. Gleichsam wie ein Mathematiker bei der analytischen Behandlung einer Fläche auf ihr ein Koordinatensystem von Linien aufführt und mit Hilfe dieses Systems die genaue Lage eines Punktes bestimmt, oder wie eine Spinne vermittels einer entsprechenden Anordnung ihres Fadennetzes die Lage des in demselben sich verwickelnden Insekts bestimmt, ähnlich hat auch die Natur an denjenigen Stellen des Körpers, die am engsten mit den Gegenständen der Außenwelt in Berührung kommen, ein solches System von Linien ausgearbeitet, das dem Organismus wichtige Dienste im Orientierungsvermögen über die Form der zu berührenden Gegenstände leistet. Der Sinn, mit dessen Hilfe wir uns eine Rechenschaft von der Form der berührten Objekte verschaffen, ist bisher verhältnismäßig wenig einer wissenschaftlichen Erörterung unterzogen worden. Er steht dem Ortssinn sehr nahe, deckt sich aber nicht mit diesem. Betrachten wir zuerst, was für eine Anordnungsweise der Leisten auf der Haut der Natur das Erkennen der Formen der Gegenstände begünstigt. Die Leisten stellen linienförmige Erhabenheiten der Haut dar und bergen in sich unter anderm die corpusculären Endigungen der sensitiven Nerven. Es ist charakteristisch, daß diese Körperchen aus einer dünnen Gewebshülle bestehen, die mit Flüssigkeit bzw. mit einer gallertartigen Masse ausgefüllt ist, wodurch die geringste Außenwirkung (Druck) auf die Endverzweigung des Nerven vermittelt

Digitized by Google

wird[1]. Damit der Gefühlseindruck von den berührten Gegenständen der Außenwelt möglichst vollkommen sich gestalte, sind durch die Natur die Leisten auf neutrale Linien der angespannten Oberfläche der Haut verlegt, da letztere, wie bekannt, unter dem Einflusse der Muskeln und elastischen Gewebeteile stets im Zustande einer gewissen Spannung sich befindet.

Bekanntlich hat Prof. CULMANN[2] gezeigt, welche wichtige Rolle in der Architektonik der organischen Körper (Knochen) die sogenannten Zug- und Drucklinien (Zug- und Druckkurven) spielen. Unser Linien- bzw. Kurvensystem ist ein ganz andres. Um dieses besser sich vorstellen zu können, müssen wir einiges aus der Elastizitätstheorie vorausschicken. Flächen und Membranen können nach zwei Arten gespannt werden. 1) Bei der Deformation vergrößern sich alle Elemente. Nehmen wir einen aus einer elastischen Membran gefertigten Ballon, der mit einem sich ausdehnenden Gase gefüllt und so in Spannung versetzt ist. Bringen wir nun in der Ballonwand eine Öffnung an, so wird letztere bestrebt sein, nach allen Richtungen hin sich zu vergrößern, sich auszudehnen. 2) Bei der Deformation vergrößern sich bloß einige Elemente, wogegen die andern sich verkleinern. Wir verweisen auf das bekannte Beispiel des an einem Ende eingemauerten und am andern Ende belasteten Balkens: es entstehen Zug- und Druckkräfte, wodurch die einen (unteren) Elemente zusammengedrückt und die andern (oberen) gedehnt werden. Eine ähnliche Erscheinung beobachtet man an der angespannten Haut. Schneidet man aus ihr ein z. B. rundes Stück heraus, so wird die hierdurch entstehende runde Öffnung ihre Gestalt verändern, sich vergrößern und je nach Umständen mehr oder weniger eine ovale Form annehmen, d. h. die einen Elemente der Haut werden gedehnt und die andern zusammengedrückt, verkleinert werden. Bei dieser zweiten Deformationsart gibt es aber noch eine dritte Reihe von Elementen, die weder gedehnt noch zusammengedrückt werden, d. h. in einem vollkommen neutralen Gebiete liegen. Stellen wir uns ein Stück Haut vor von

---

[1] Der Funktionsmechanismus der Tastkörperchen kann auch einer mathematischen Analyse unterzogen werden, und wir gedenken seinerzeit einiges in dieser Frage zu veröffentlichen. Im Bau einiger Terminalkörperchen begegnet man nämlich einer vollkommenen Analogie mit der Fläche des gleichen Potentials in der Mechanik und Physik.

[2] CULMANN, Die graphische Statik. Zürich 1866. — H. MEYER, Die Architektur der Spongiosa. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1867.

Digitized by Google

der Form eines Rechtecks $ABCD$ (Fig. 1), welches an den gegenüberliegenden Seiten AB und CD durch Kräfte PP angespannt werden soll. Auf der Oberfläche des Hautstückes befinden sich leistenförmige Erhabenheiten parallel zu AC und BD, wie es die ausgezogenen Linien auf unsrer Figur anzeigen. Nach der Spannung des Hautstückes in die angegebene Richtung werden die Leisten auseinandergezogen, gedehnt erscheinen. Verlaufen sie dagegen parallel zu den Seiten AB und CD, die punktierten Linien, so werden sie bei einer gleichen Spannung zusammengedrückt werden. Man kann aber auch die Leisten in der Art anbringen (Fig. 2), daß

Fig. 1.

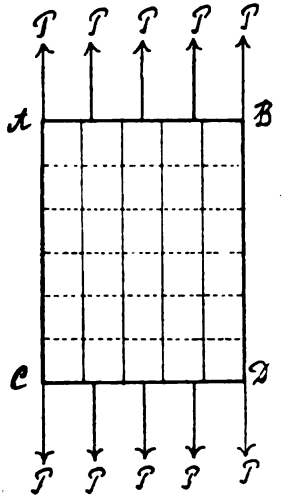


Fig. 2.

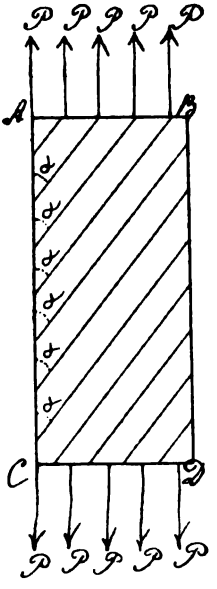
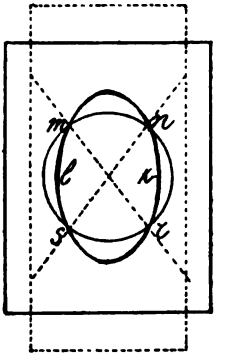


Fig. 3.

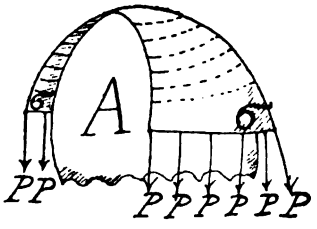


sie zu AC und BD unter einem gewissen Winkel α stehen, so daß sie bei der Spannung des Hautstückes durch Kräfte PP weder gedehnt noch zusammengedrückt werden. Um eine solche Richtung zu finden, ziehen wir auf dem nicht gespannten Hautstücke (d. h. bevor die Kräfte PP wirken) einen Kreis mit dem Radius $= 1$. Bei der Spannung dehnt sich der Kreis zu einer Ellipse (Fig. 3) aus ($lmnkrs$), worauf wir vom Centrum der Ellipse aus nochmals den Kreis mit demselben Radius ($= 1$) herstellen. Durch Verbindung der Schnittpunkte des Kreises mit der Ellipse erhalten wir zwei Richtungen, mr und ns (Fig. 3), welche die Lage solcher Geraden

Digitized by Google

bestimmen, deren Länge bei der Deformation des Rechtecks keine Änderung erfährt. Zieht man nun weitere Geraden parallel zu mr oder ns (auf unsrer Zeichnung sind solche Geraden parallel zu ns gezogen), so erhalten wir eine Reihe von Linien, welche die Richtung andeuten, in der die Leisten bei der Spannung des Hautstückes weder gedehnt noch zusammengedrückt werden. Wir wollen diese Linien als neutrale bezeichnen. Die Größe des Winkels α hängt ab von dem Werte des sogenannten Poissonschen Elastizitätskoeffizienten für den gegebenen Körper (in unserm Falle für die Haut), welcher durch die Formel $\frac{\varepsilon}{\eta}$ ausgedrückt wird, wobei ε die Querzusammendrückung und η die Längsausdehnung bezeichnen. Bei einigen Körpern, z. B. Kork, ist der Poissonsche Elastizitätskoeffizient fast $= 0$, d. h. solche Körper erfahren bei einer Längsausdehnung fast gar keine Querkompression, und folglich sind die neutralen Linien bei diesen beinahe senkrecht zur Spannungsrichtung. Bei Kautschuk ist der Koeffizient $= 0{,}47$, bei keinem Körper beträgt er aber mehr als $1/2$. Überträgt man den Fall von dem gedehnten Rechteck auf die menschliche Haut, so erkennt man, daß die neutralen Linien den ersten Typus der Purkinjeschen Figuren, die Stria longitudinalis, darstellen. Aus dieser ursprünglichen Form muß man sich die übrigen Leistenfiguren entstanden denken, wobei man die Art ihrer Entstehung sich folgendermaßen konstruieren kann. Nehmen wir eine elastische Fläche σ von der Gestalt, wie sie Fig. 4 zeigt, und versetzen sie auf einer entsprechenden Unterlage A durch Kräfte PP in Spannung. Dann werden die in der Fläche liegenden Elemente in der Richtung zu PP sich ausdehnen, während sie in der zur letzteren senkrecht stehenden Richtung zusammengedrückt werden. Die neutralen Elemente dagegen, die weder von der Zug- noch Druckwirkung berührt werden, liegen in Linien, die unter einem gewissen Winkel zur Richtung PP stehen, wie es die punktierten (neutralen) Kurven auf der Fig. 4 andeuten.

Fig. 4.



Wirken Kräfte PP in der Art, daß die Fläche eine halbkugelförmige Gestalt bekommt (Fig. 5), so bilden die neutralen Linien eine Kurve, die alle Meridiane NM der Halbkugel (parallel zur Verlaufsrichtung der Kräfte P) unter demselben Winkel α schneidet.

Digitized by Google

Auf der Sphäre heißt diese spiralförmige Kurve eine Loxodromie. Denken wir uns die Spitze (den Pol N) der Kugel als Ebene, so werden die Meridiane als ein System von einem gemeinsamen Punkte auslaufender Geraden repräsentiert, und die neutralen Linien bilden in diesem Falle eine logarithmische Spirale (Fig. 6) (Spirula nach Purkinje). Hierbei begegnen wir einem bekannten mathematischen Problem, nämlich ein System von Linien zu finden, das ein gegebenes, bekanntes System unter einem gewissen Winkel α schneidet und welches zur Integration einer gewöhnlichen Differentialgleichung

Fig. 5.

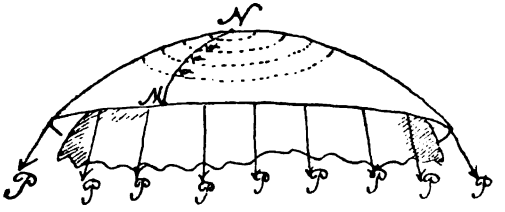


Fig. 6.

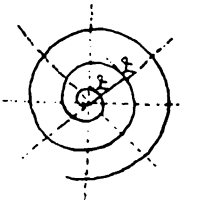


Fig. 7.

erster Ordnung reduziert werden kann. Dieses System der Leistenfiguren hat sich später gebildet, indem eine Art von Einschiebung der letzten Systeme in die erweiterte Stria longitudinalis erfolgt ist. Eine ganz analoge Erscheinung beobachtet man in dem mikroskopischen Aufbau des Knochens (Haverschen Lamellensysteme). Wenn $\alpha = \frac{\pi}{2}$ ist, so verwandelt sich die Spirale in ein System von Kreisen (Fig. 7) (Circulus nach Purkinje). In ähnlicher Weise können wir durch eine entsprechende Verteilung der Spannungen die andern Formen für die neutralen Linien erhalten, wie man sie in den Leistenfiguren sieht.

Die Anordnung des Liniensystems in neutralen Kurven, d. h. die Verlegung der Tastkörperchen in Hautleisten, die in neutralen Kurven verlaufen, ist von größter Bedeutung für die nähere Präzisierung der durch diese Körperchen vermittelten Gefühlseindrücke. Denken wir uns eine Körperfläche mit solchen Leisten bedeckt, die einen Gegenstand berührt und infolgedessen die Form des Gegenstandes annimmt, was unter einem geringeren oder größeren Andrücken an den Gegenstand erreicht wird, so entstehen auf der Oberfläche des Körperteils Spannungen, welche zuvor nicht bestanden haben und welche von der Form des berührten Gegenstandes abhängig sind.

Digitized by Google

Liegen nun die Leisten auf neutralen Linien (Kurven), so werden sie erstens stärker nach auswärts gebogen (die Senkung der Fläche, d. h. der Pfeil der Biegung wird unter gleichem Drucke größer sein), und zweitens wird als das Resultat des Andrückens eine Reihe von infolge der Berührung entstandenen Spannungen in den Leisten nicht vermischt werden mit derjenigen Spannung, die als Folge der Anspannung der Fläche durch das Andrücken entsteht. Das Leistensystem liegt also neutral, und alle Leisten übermitteln als sensible Apparate alle Gefühlseindrücke desto genauer dem Gehirn. Die Leisten gleichen den auf einem weißen Papier schwarz geschriebenen Buchstaben, welche deutlicher zu lesen sind als Buchstaben auf einem beschmierten Papier.

Es erscheint daher die Bedeutung der Anordnung der Hautleisten in neutralen Linien darin, dem Organismus eine mehr detaillierte Vorstellung über die Form der berührten Objekte zu verschaffen und die Leisten werden demnach als natürliche Hilfsorgane des Tastsinnes zu betrachten sein. Ihre Anordnungsweise hat demgemäß einen tiefen psychischen Sinn[1]. — Wir wollen kurz auch die Frage von der Bildung der Hautleisten berühren. KOLLMAN[2] kam durch sorgfältige Beobachtungen der Wachstumsverhältnisse in der embryonalen Epidermis dazu, die Entstehung der Leistenformen an den Endphalangen den verschiedenen Druckverhältnissen, einer Kombination von Längs- und Querdruck in der wachsenden Fingerbeere zuzuschreiben. Auf Grund dieser Untersuchungen reduziert KOLLMAN die neun Typen PURKINJES auf zwei entwicklungsgeschichtliche Typen, wobei der eine unter dem Einfluß des überwiegenden Längsdrucks, der andre unter dem sich stärker geltend machenden Querdruck hervorgerufen werde. Wir wollen diesen schätzenswerten Untersuchungen durchaus nicht entgegentreten, bemerken aber, daß neben diesem rein mechanischen Prinzip der Genesis des Leistensystems auch das biologische Moment zur Geltung kommen müsse. Es sei diesbezüglich nur auf die oben besprochenen Zustände bei Primaten hingewiesen, bei denen Leisten und Inselbildung an der Planta in einer gewissen

[1] Da die neutralen Linien annähernd perpendikulär zur Richtung der größten Spannung verlaufen, und die letztere ihrerseits wieder in Abhängigkeit von der Direktion der Muskelwirkung steht, so ergeben unsre Ausführungen eine Bestätigung des Satzes der Miss WHIPPLE.

[2] KOLLMAN, Der Tastapparat der Hand der menschlichen Rassen und der Affen in seiner Entwickelung und Gliederung. 1883.

Digitized by Google

Abhängigkeit von der Lebensweise der betreffenden Art sich befinden. Schwer ist es nun, anzunehmen, daß hierbei die eine oder andre Aufenthaltsweise auch die Druckverhältnisse in der wachsenden Epidermis so gestalten solle, daß in dem einen Falle die inselförmigen Erhabenheiten der Oberhaut, im andern aber die mannigfachen Leistenfiguren daraus hervorgehen. Das biologische Prinzip wird wohl bei jener sowie bei dieser Bildung das Ausschlaggebende sein: was als das Entsprechendste und Passendste für das Individuum im Kampfe ums Dasein sich erweist, das wird, einmal von der ewig sich neugestaltenden Natur geschaffen, weiter vererbt. Lehrreich sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen von KLAATSCH[1] über die Morphologie der Tastballen bei Säugetieren. Wir wollen nur der Verhältnisse bei den Beuteltieren Erwähnung tun. Nach KLAATSCH treffen wir die Anfänge des Leistensystems, wie es ausgebildet an der Menschenhand sich findet, in der Säugetierreihe zuerst bei Beuteltieren an. Es nimmt bei ihnen zuerst nur solche Stellen der Haut ein, die beim Gebrauche des Gliedes in erster Linie und am innigsten mit den Gegenständen der Außenwelt in Berührung treten (*Dasyurus*). Von diesen Stellen aus nimmt es nach und nach die ganzen Ballen in Beschlag (*Didelphys*), indem es die ursprünglich vorhandenen Warzen verdrängt, worauf auch die intermediären Flächen durch Ausstrahlung der Tastlinien bedeckt werden (*Phalangista*). Gleichzeitig tritt auf der Höhe der Ballen eine Komplizierung der Linien ein. Die Untersuchungen SCHLAGINHAUFENS geben uns in dieser Frage noch weitere Aufschlüsse. Danach sind die ersten Leistenelemente die »Insulae«, durch deren Verschmelzung die Cristae cutaneae entstehen, und aus welchen dann schließlich die verschiedenen Leistenfiguren hervorgehen. Für den Menschen müßte man aus ontogenetischen Tatsachen auf den Entwicklungsgang seines Hautleistensystems schließen. Leider weiß man aber von den Veränderungen des Oberflächenbildes der menschlichen Planta und Vola im Verlaufe der Ontogenie nur sehr wenig. SCHLAGINHAUFEN[2] hat diese Frage durch die Mitteilung eines Befundes an einem vorgerückten menschlichen Embryo gefördert und den Schluß gezogen, daß, falls er ein ontogenetisches Stadium vor sich gehabt habe, die Cristae aus Inseln entstehen, indem mehrere der letzteren zu einer kleinen Leiste sich aneinander reihen, die dann wiederum zu größeren verschmelzen.

[1] KLAATSCH, Zur Morphologie der Tastballen der Säugethiere. Morphol. Jahrbuch. 1888. Bd. XIV. [2] l. c., S. 641.

Digitized by Google

Diese Tatsachen zeigen uns, wie die Natur auch die Hilfsorgane des Tastsinns aus den primitivsten Anfängen zu immer höheren Organen ausbildet und schließlich bis zu jenen komplizierten Anordnungen des Leistensystems in neutralen Linien. Für diese Erscheinung spricht auch der Umstand, daß überall da, wo Leisten auftreten, ein besonderer Reichtum an Tastkörperchen festgestellt werden kann.

Zum Schluß sei auf die bekannte Erscheinung, die spiralige Anordnung einiger Gebilde in der organischen Natur, hingewiesen. In betreff einer solchen Wachstumsrichtung der Epidermoidalgebilde macht Blaschko[1] darauf aufmerksam, daß die Epithelzellen der Epidermis eine große Neigung besitzen, in spiraliger Richtung zu wachsen; er führt die spiralige Einpflanzung der Haarwurzeln an, die — namentlich bei krausen Haaren — deutlich ausgesprochene spiralige Drehung der Haarcuticulazellen, die spiralige Windung der Schweißkanäle, die spiralige Anordnung der Epithelzellen in den sogenannten Cancroidperlen u. a. Daß diese spiralige Wachstumsneigung nicht nur während der Entwicklungsperiode, sondern während des ganzen Lebens vorherrscht, beweist nach Blaschko namentlich die Spiraldrehung der Schweißkanäle, welche bekanntlich innerhalb der Epidermis keine eigne Membran besitzen, sondern von den Epidermiszellen selbst gebildet werden. Auch in der Pflanzenwelt beobachtet man diese Erscheinung. Schwedener[2] führt die spiralige Anordnung der Blätter auf einfache mechanische Ursachen zurück.

Wir sind jedoch der Ansicht, daß dieses weit verbreitete Gesetz der spiraligen Drehung der Organe — Fischer[3] spricht sogar von einem immanenten Trieb aller Zellen des Organismus zur Achsendrehung — in ursächlichem Zusammenhang mit unsern neutralen Linien steht.

Herrn Professor Dr. A. Rauber, Direktor des hiesigen anatomischen Instituts, sind wir für die Anregung zu diesen Mitteilungen und für die Überlassung des literarischen Materials sehr zu Dank verpflichtet.

[1] Blaschko, Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Archiv für mikr. Anatomie. 1887. Bd. XXX. S. 525.

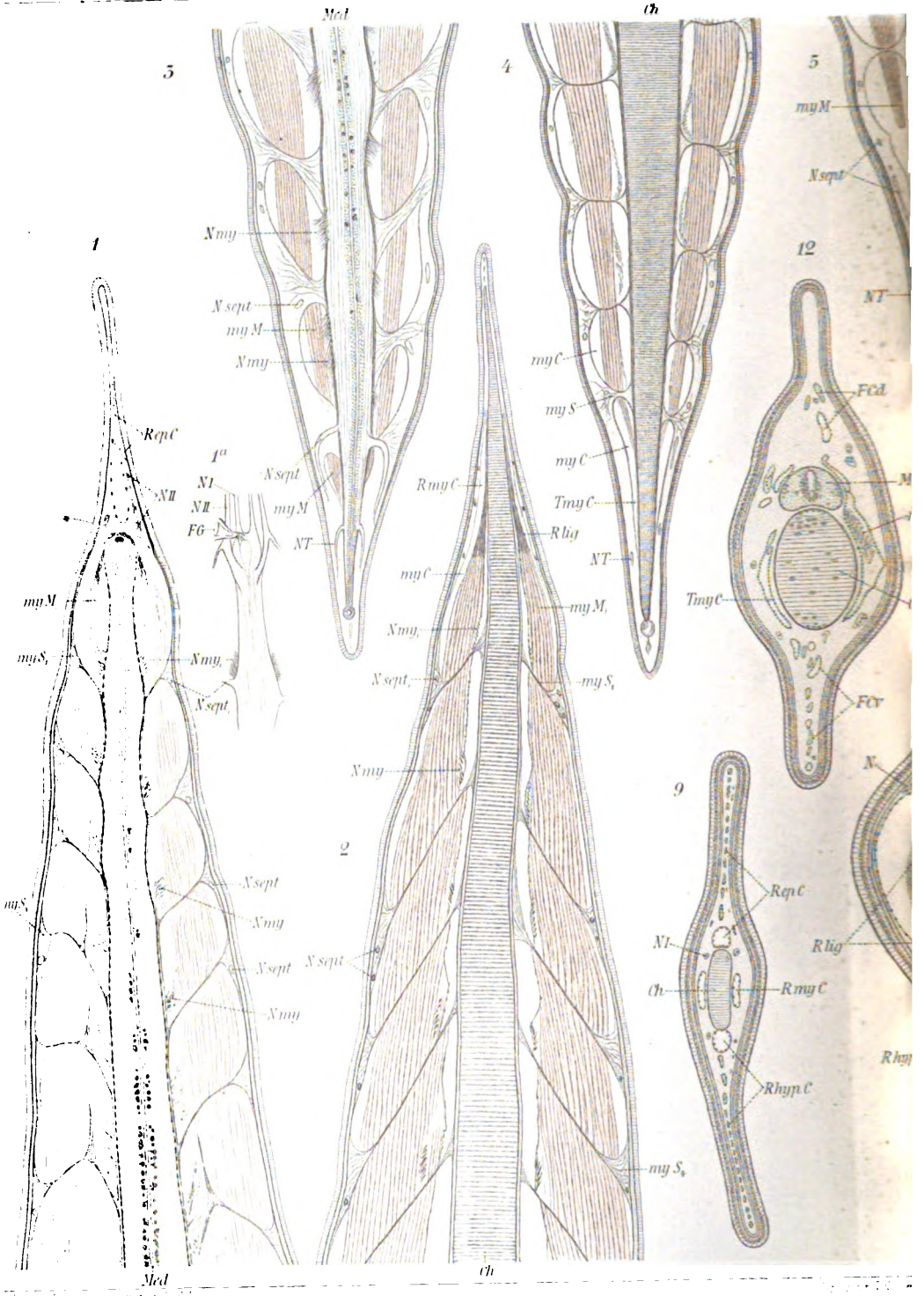
[2] Schwedener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. 1878.

[3] Fischer, Das Drehungsgesetz beim Wachstum der Organismen. Kassel 1886.

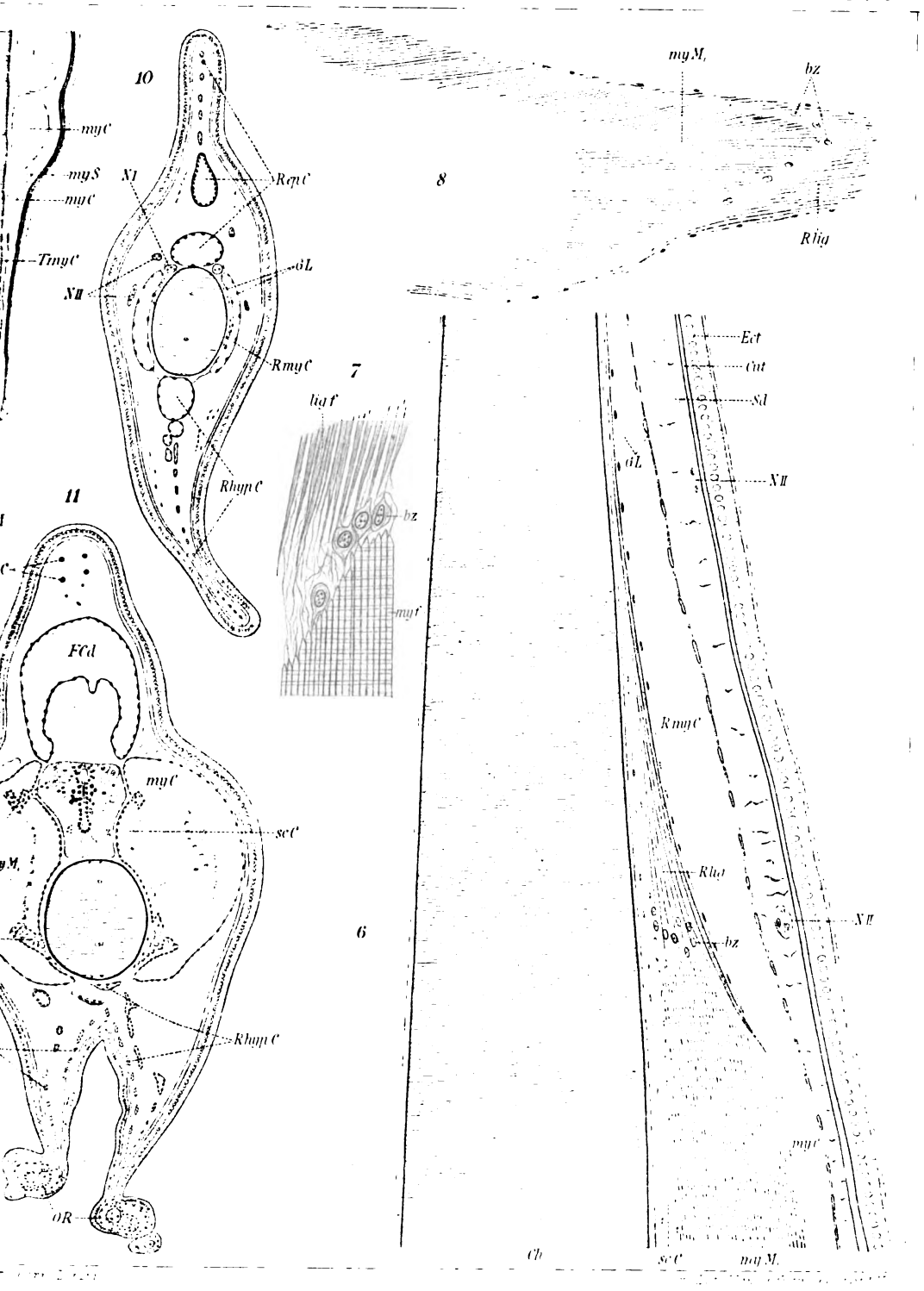
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

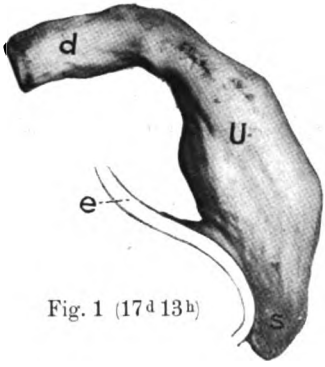


Fig. 1 (17d 13h)

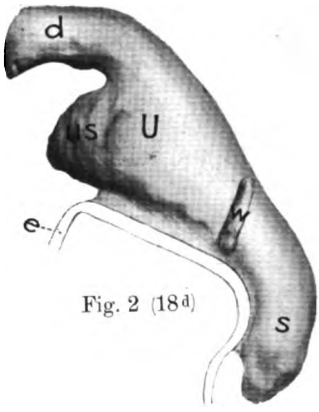


Fig. 2 (18d)

Fig. 3 (18d

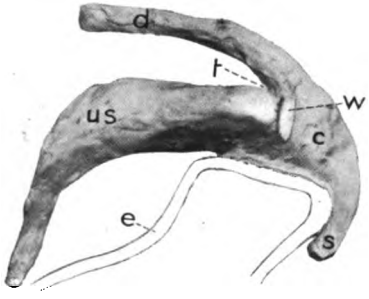


Fig. 6 20d 9h

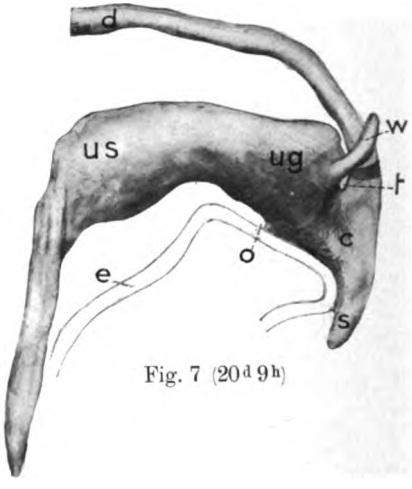


Fig. 7 (20d 9h)

Fig. 2a (18d)

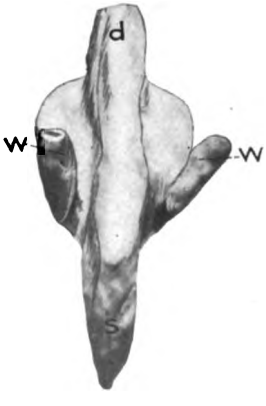


Fig. 3a (18d 16h)

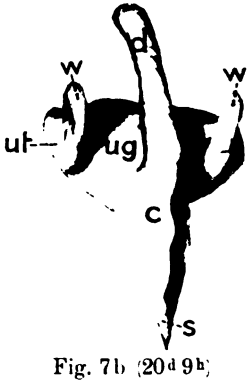


Fig. 7b (20d 9h)

Verlag von Wilhelm Enge

Digitized by Google

)

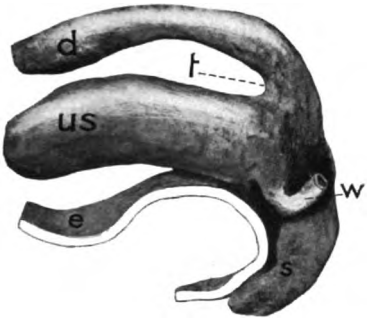


Fig. 4 (19d 9h)

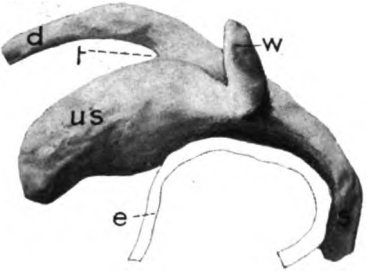


Fig. 5 (19d 19h)

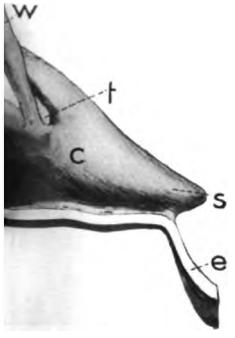


Fig. 8 (21d)

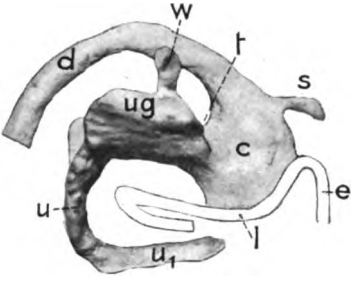


Fig. 9 (21d 12h)

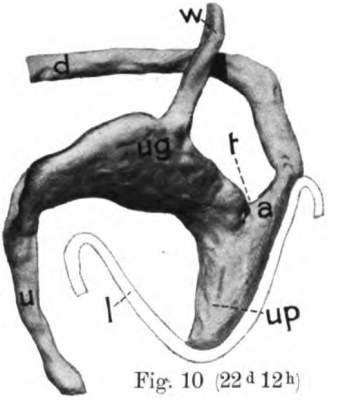


Fig. 10 (22d 12h)

Fig. 3b (18d 16h)

Fig. 7a (20d 9h)

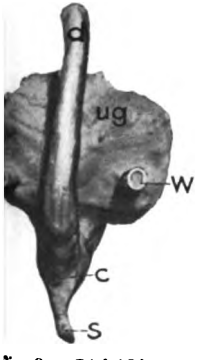


Fig. 9a (21d 12h)

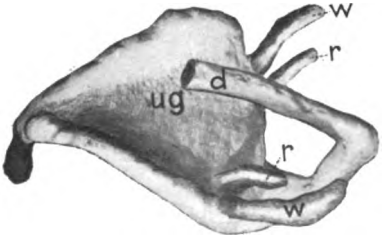


Fig. 10a (22d 12h)

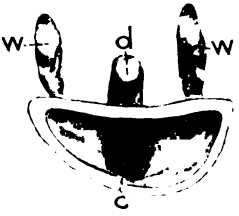


Fig. 8a (21d)

mann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

H. Braus phot.

Lichtdruck von A. Frisch, Berlin W. 35.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

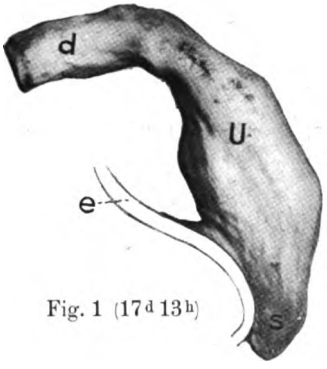


Fig. 1 (17d 13h)

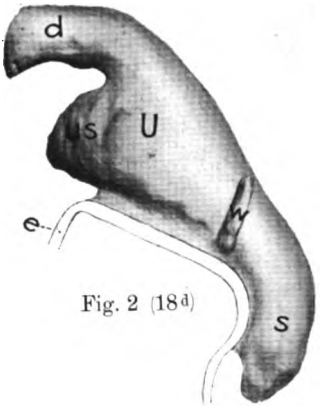


Fig. 2 (18d)

Fig. 3 (18d 1

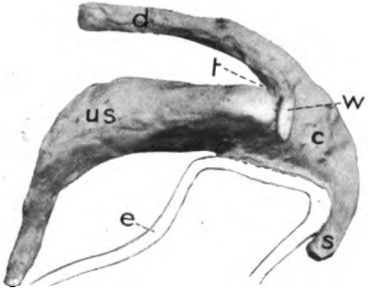


Fig. 6 (20d 9h)

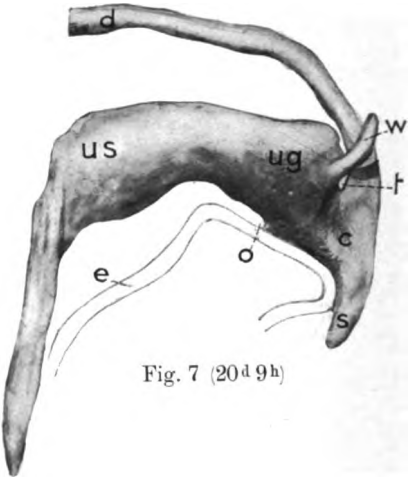


Fig. 7 (20d 9h)

Fig. 2a (18d)

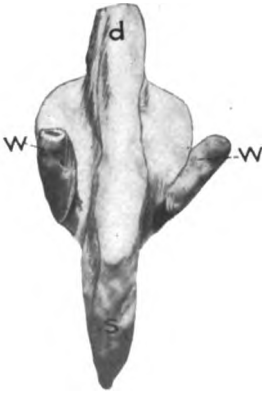


Fig. 3a (18d 16h)

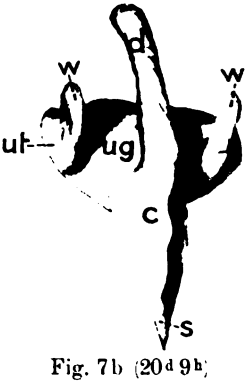


Fig. 7b (20d 9h)

Verlag von Wilhelm Enge

Digitized by Google

h)

Fig. 4 (19d 9h)

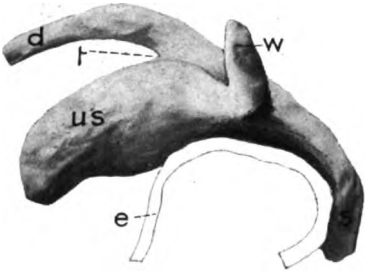


Fig. 5 (19d 19h)

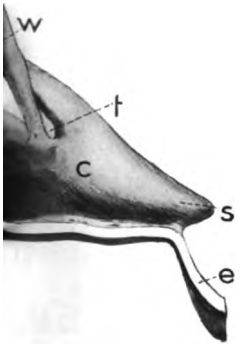


Fig. 8 (21d)

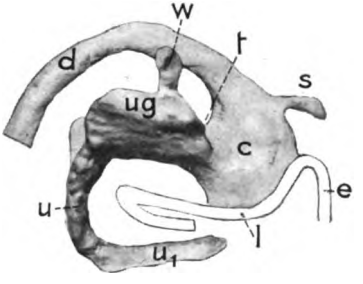


Fig. 9 (21d 12h)

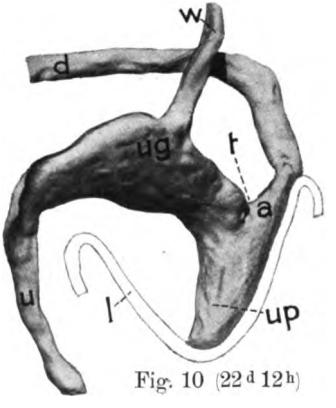
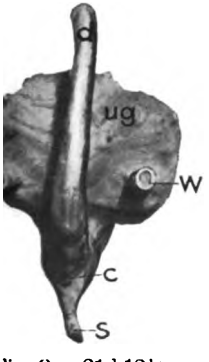


Fig. 10 (22d 12h)

Fig. 3b (18d 16h)

Fig. 7a (20d 9h)



ig. 9a 21d 12h)

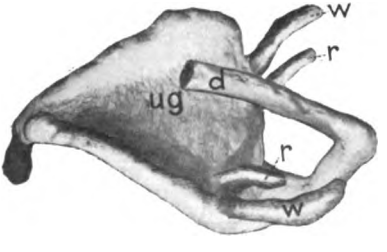


Fig. 10a (22d 12h)

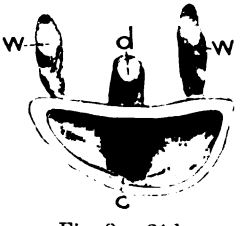


Fig. 8a (21d)

aann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

H. Braus phot. Lichtdruck von A. Frisch, Berlin W. 35.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

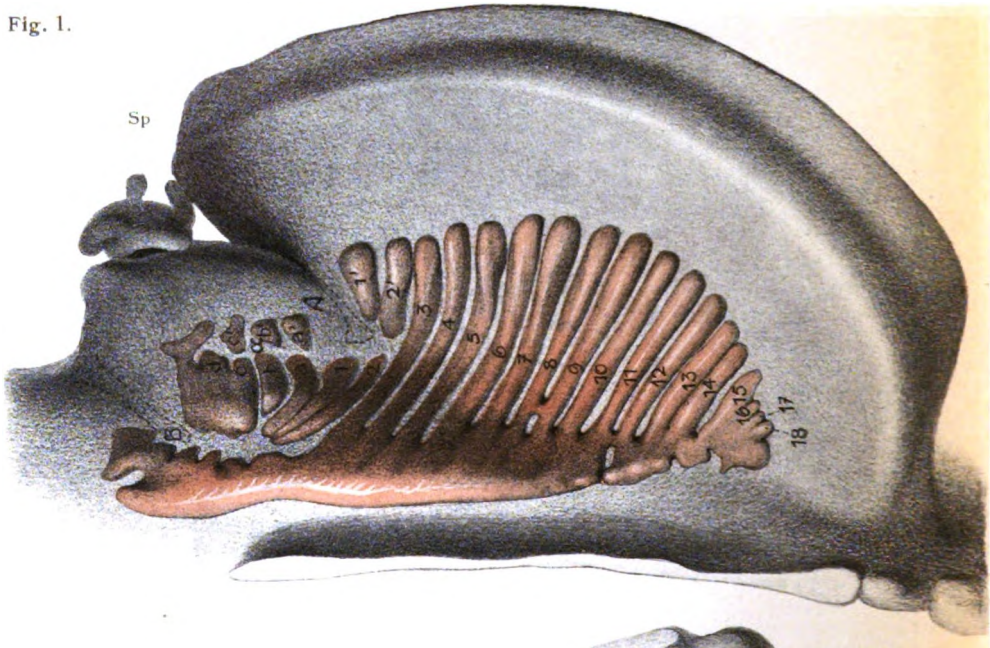
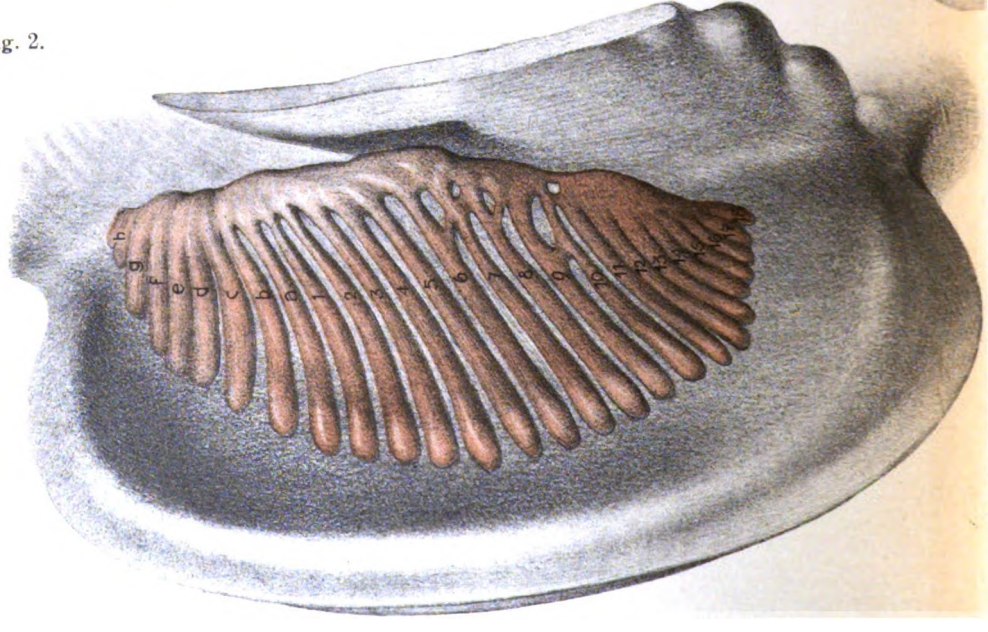


Fig. 2.

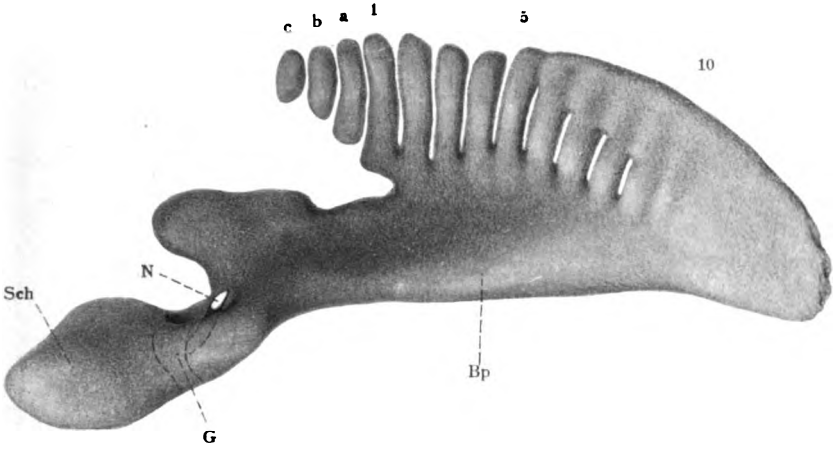


H. Braus u. A. Vierling del.

Verlag von Wilhelm Enge

Digitized by Google

Fig. 3.



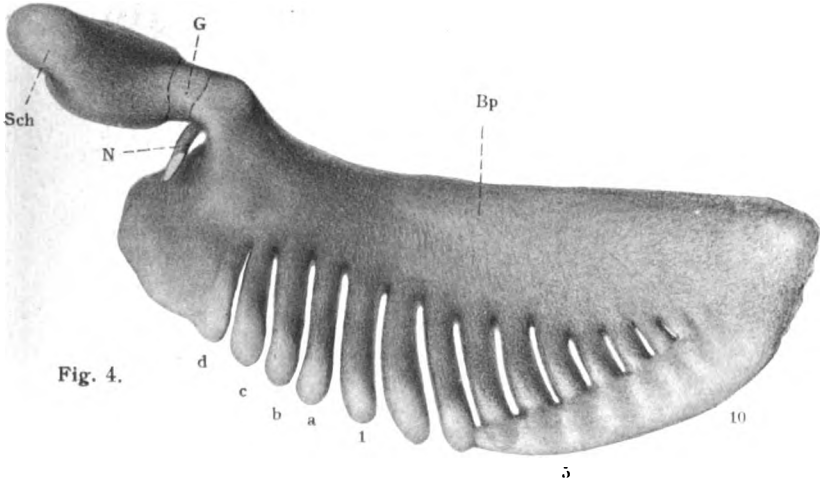


Fig. 4.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

mann, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

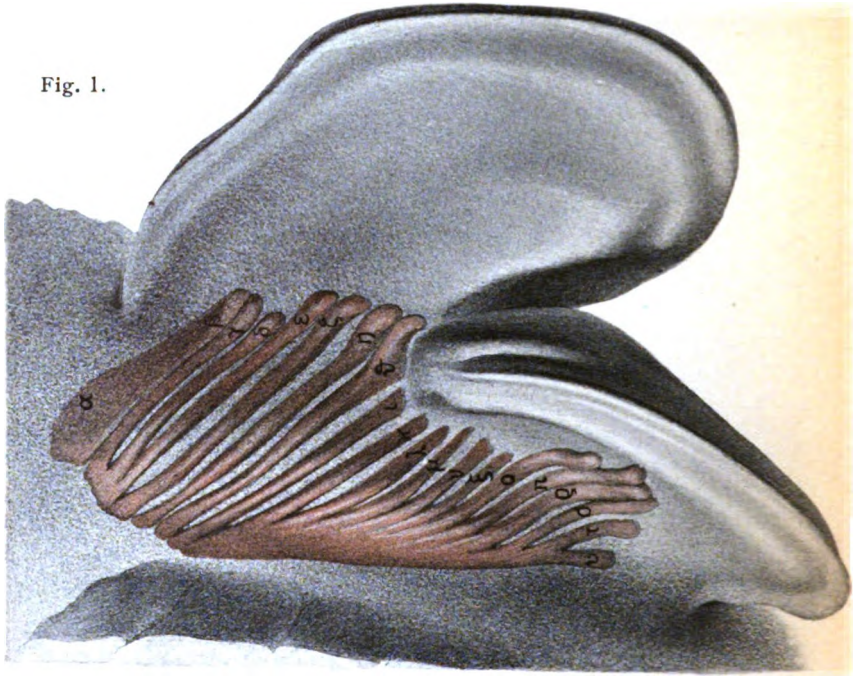
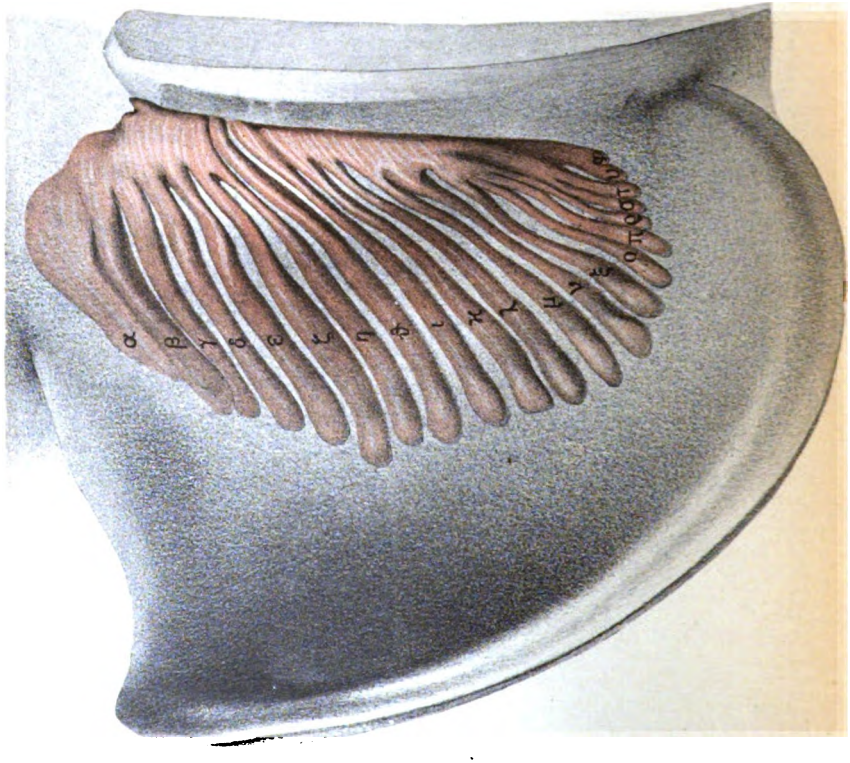


Fig. 2.

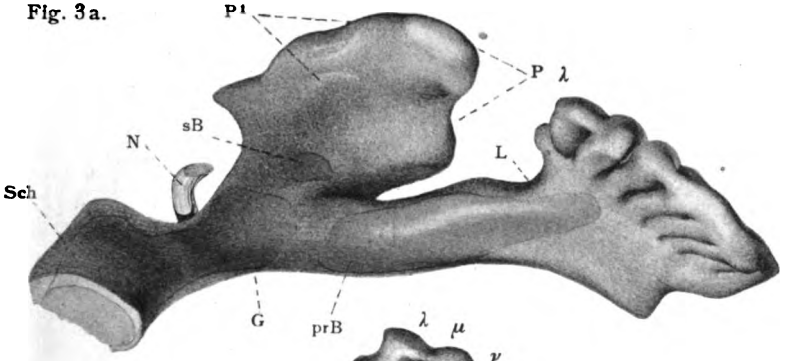


H. Braus u. A. Vierling del.

Verlag von Wil

Digitized by Google

Fig. 3a.



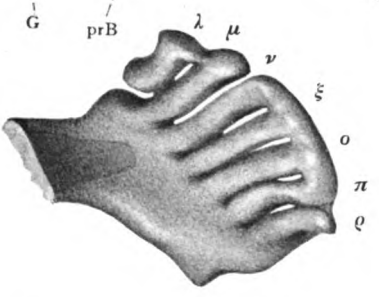


Fig. 3b.

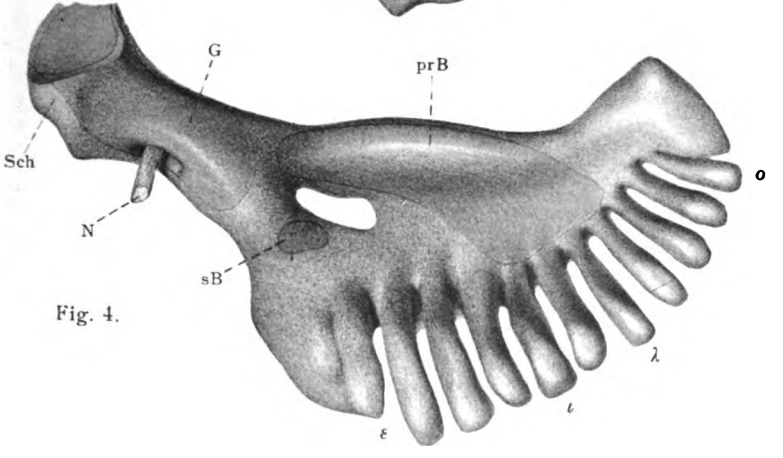


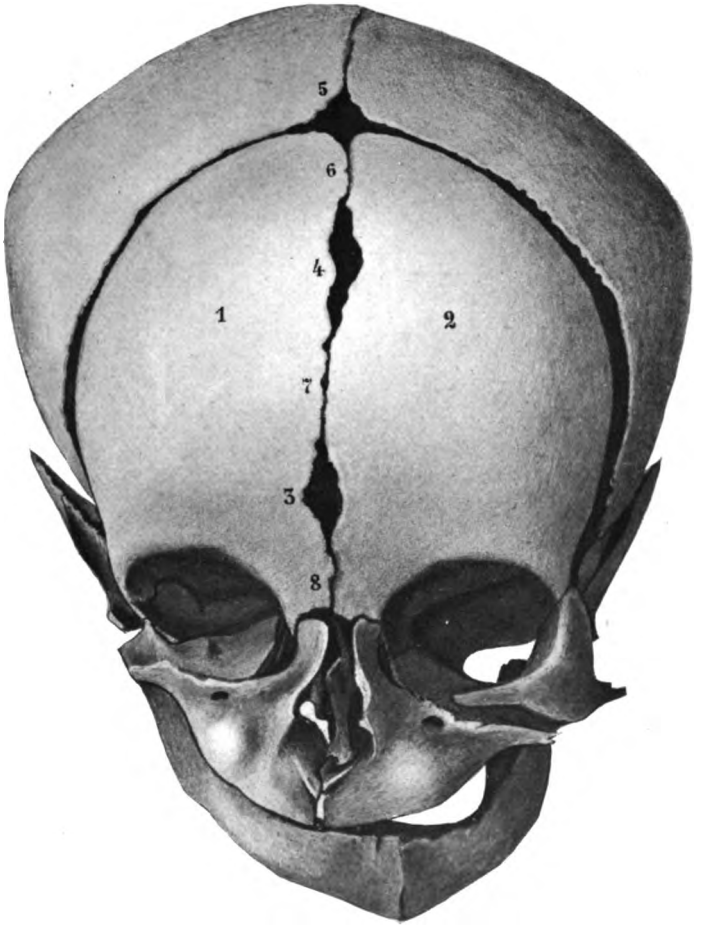
Fig. 4.

...nn, Leipzig.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Digitized by Google

Digitized by Google



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

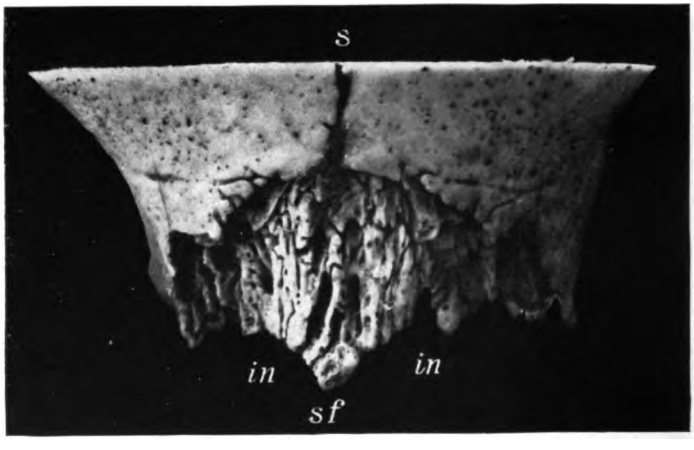


Fig. 4.

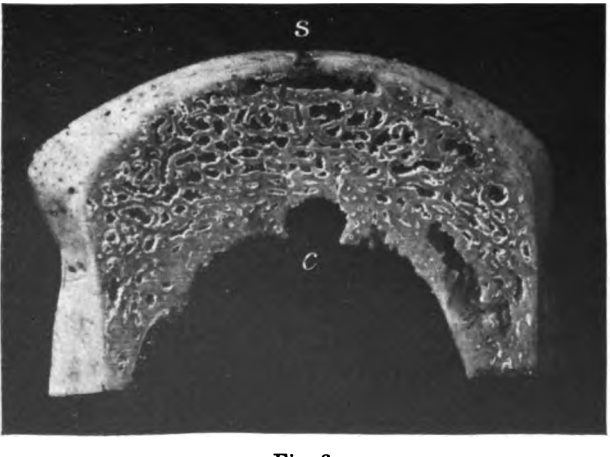


Fig. 6.

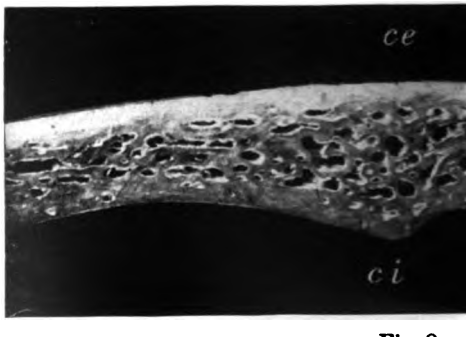


Fig. 8.

Verlag von Wilhelm

Digitized by Google

. 2.

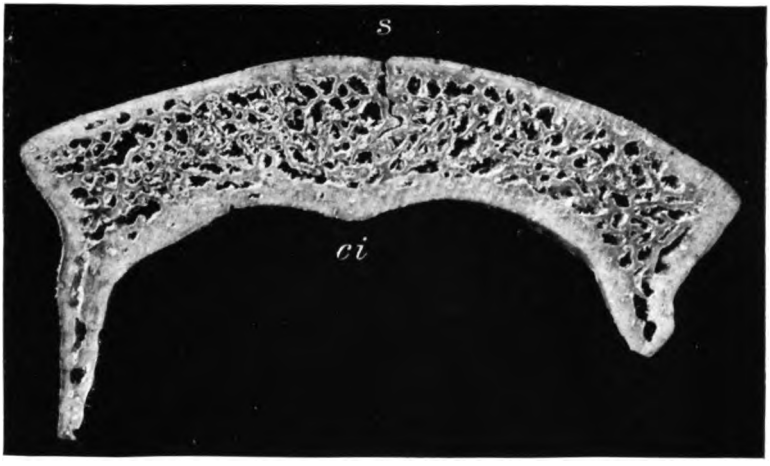
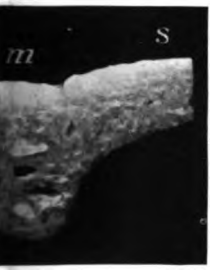


Fig. 5.



3.

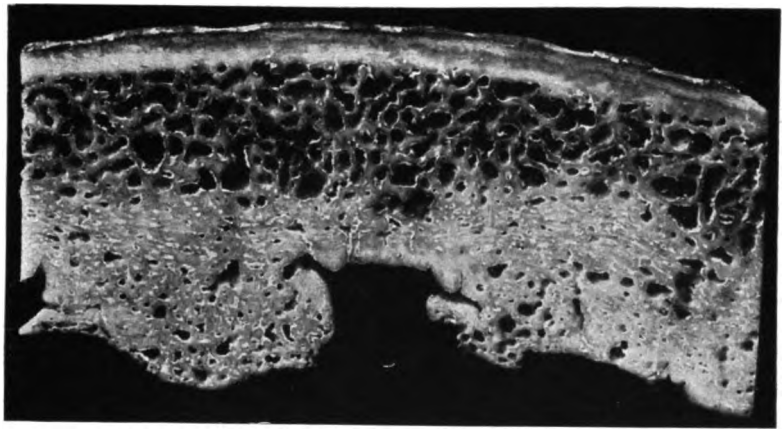
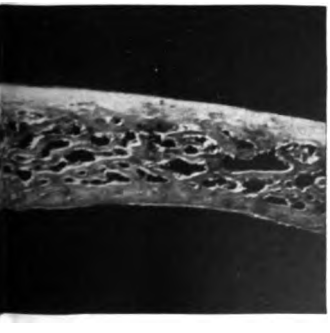


Fig. 7.



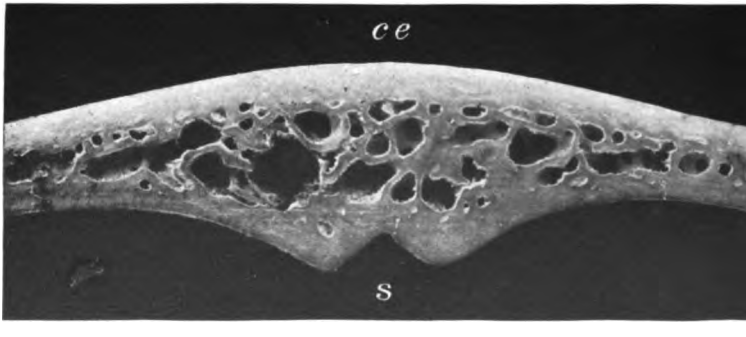


Fig. 9.

Engelmann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

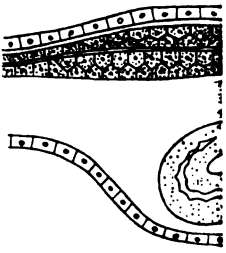


Fig. 2.

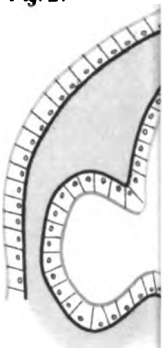
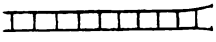
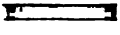


Fig. 5.



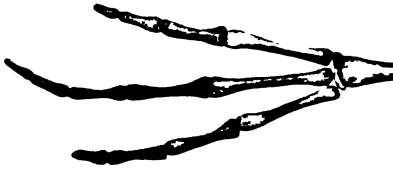


Jelgersma gez

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.



Digitized by Google

Fig. 2.

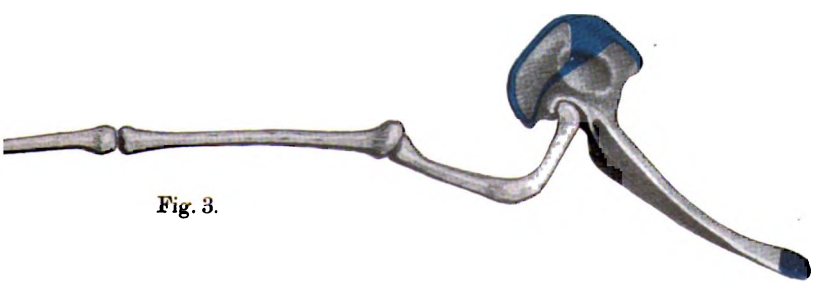


Fig. 3.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

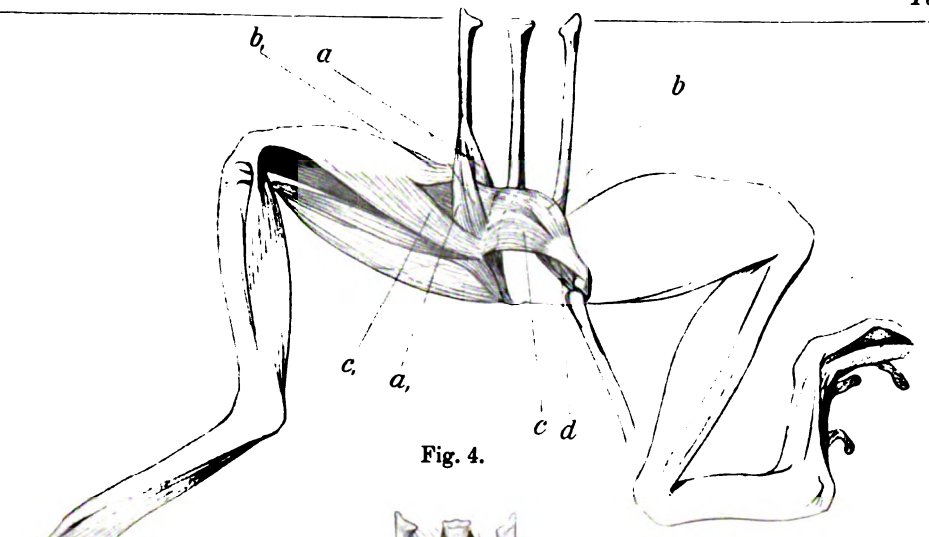


Fig. 4.

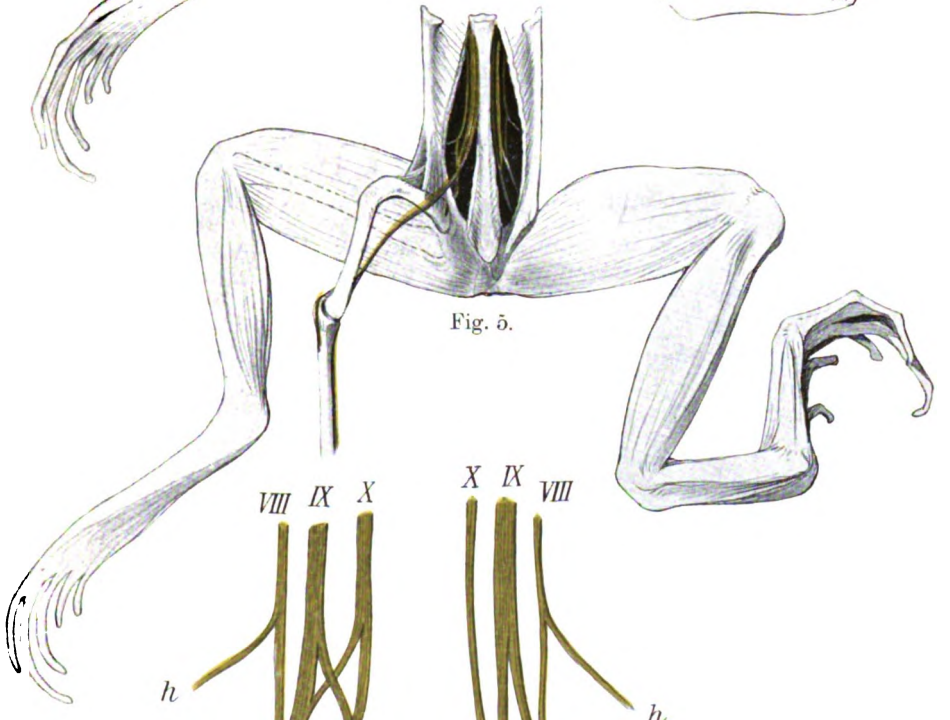


Fig. 5.

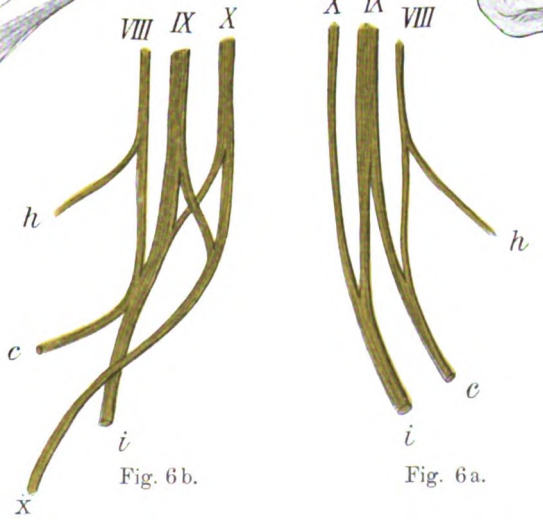


Fig. 6b.

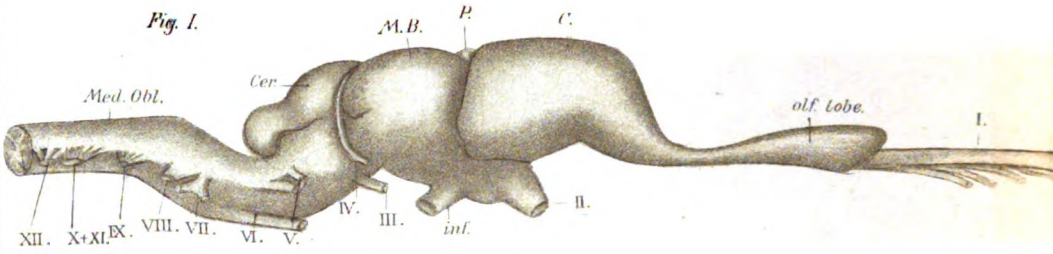
Fig. 6a.

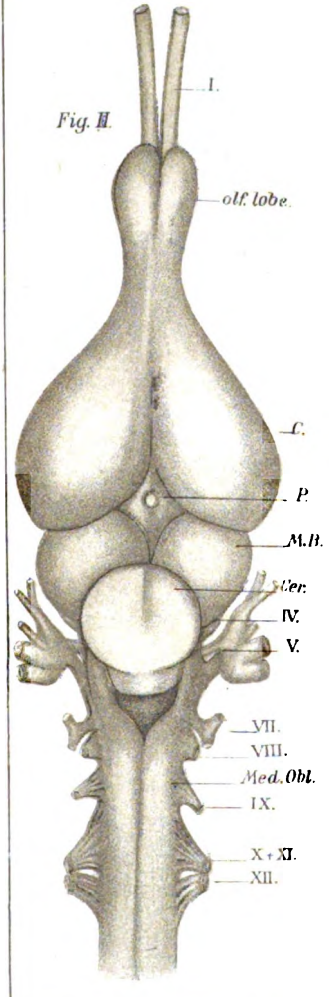
Bender und Vierling gez.

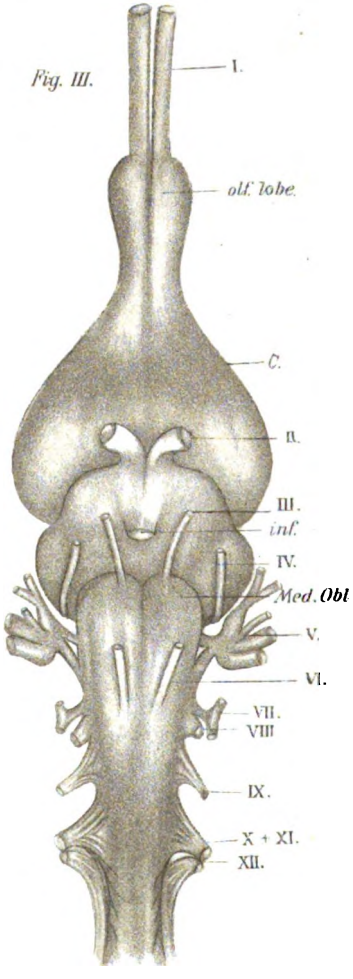
Digitized by Google

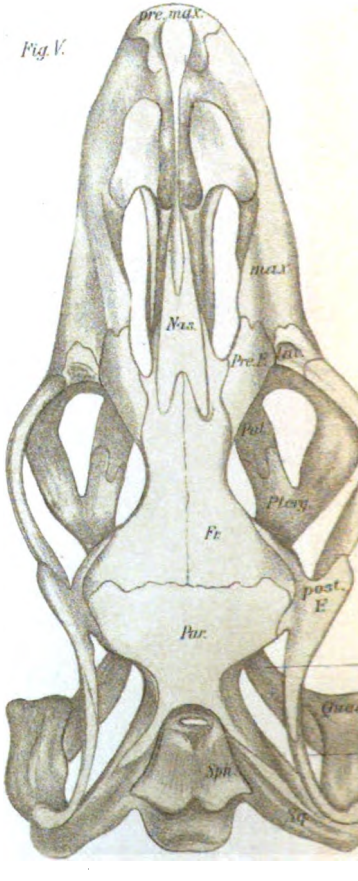
Digitized by Google

Digitized by Google





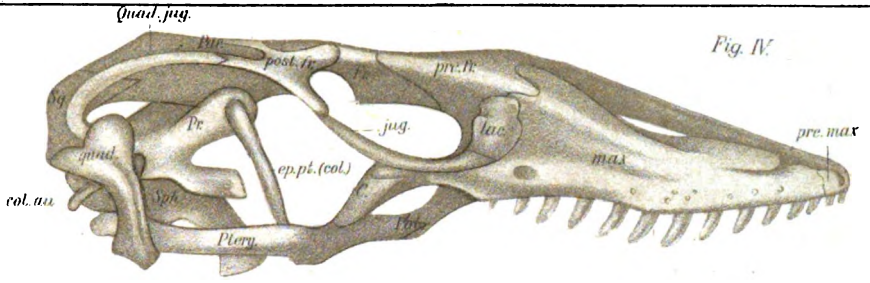




Verlag von Wilh

Digitized by Google

Fig. IV.



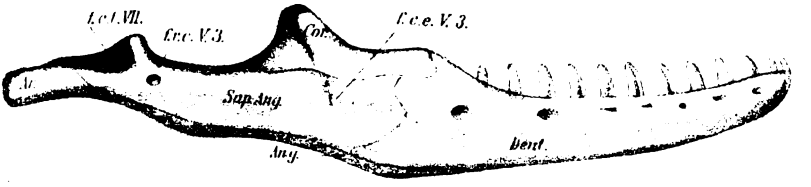


Fig. VII ½

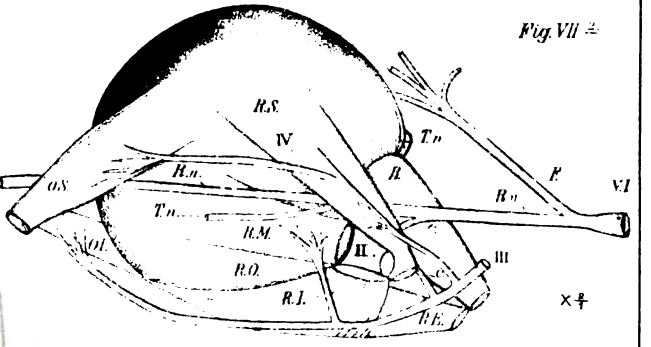


Fig. VI.

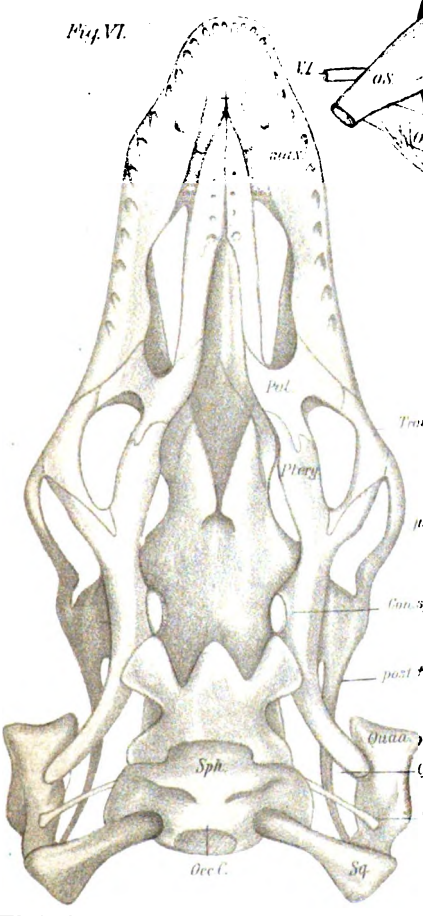
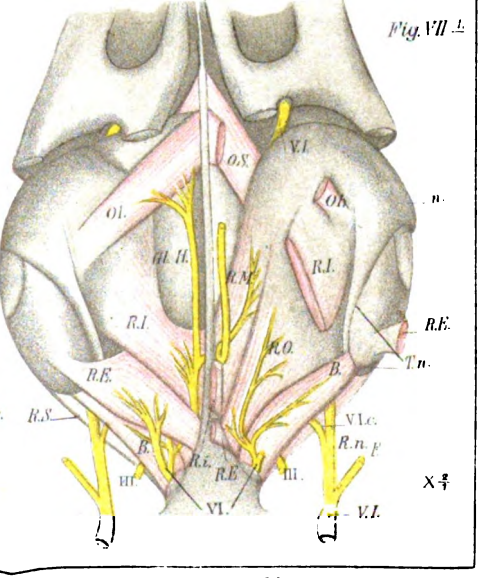


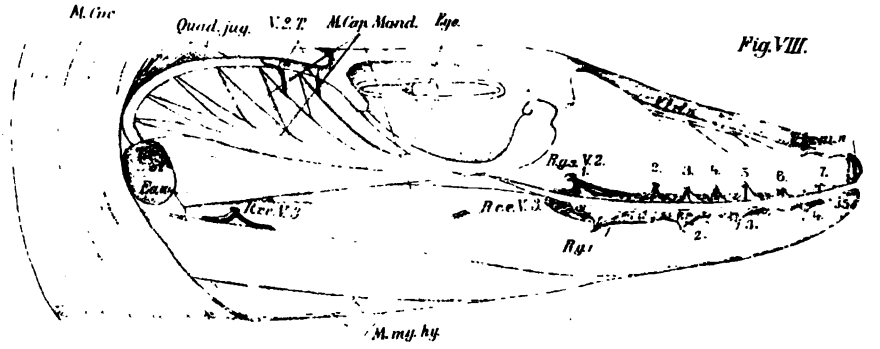
Fig. VII ½

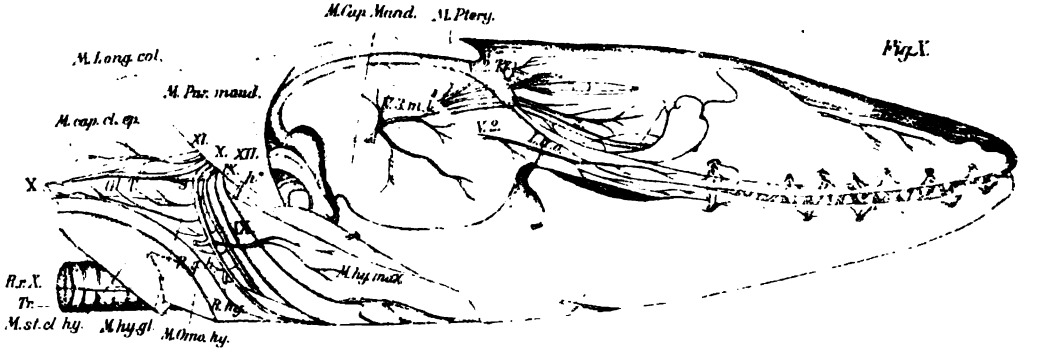


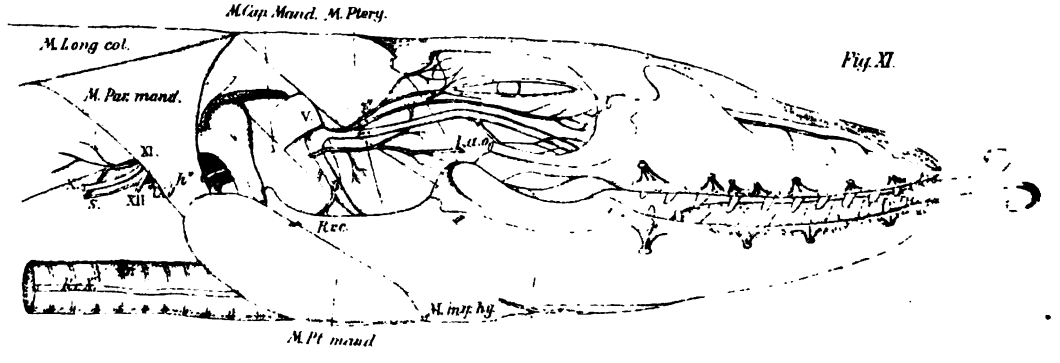
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google







Digitized by Google

Fig. XII

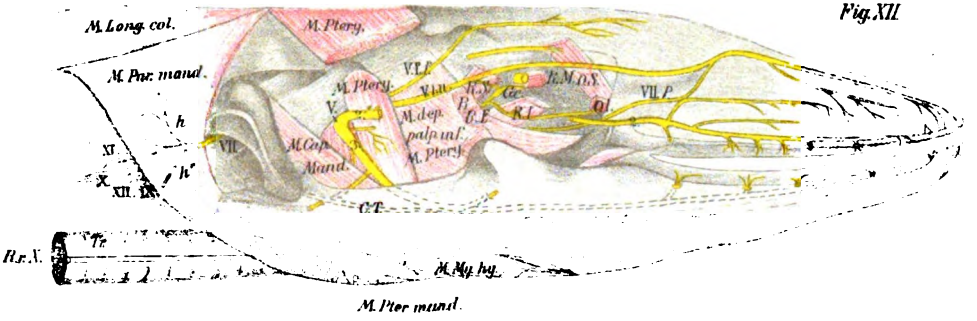


Fig. XIII.

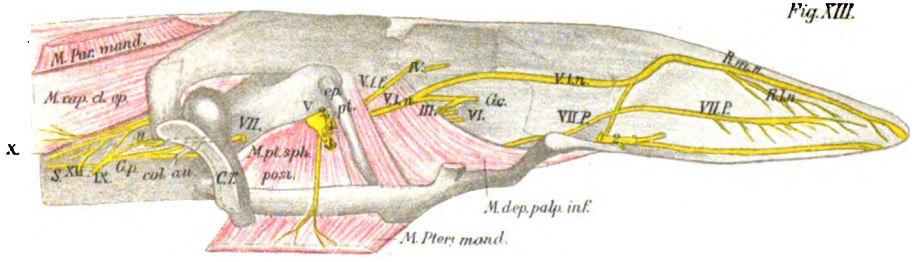


Fig. XIV.

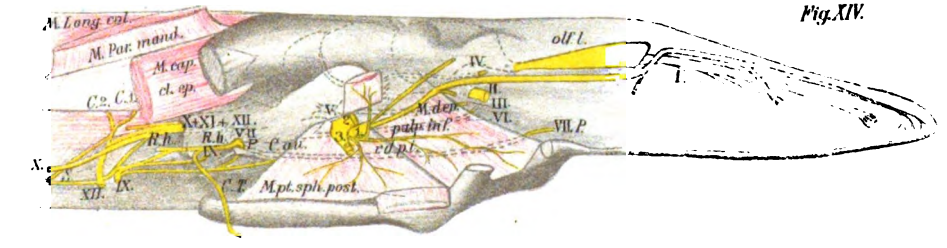
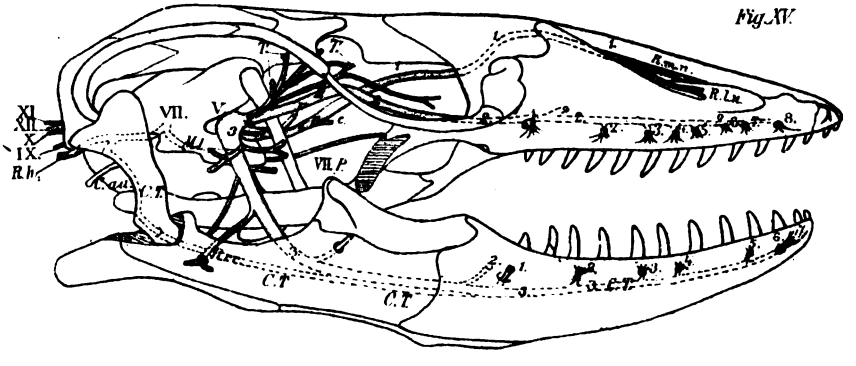


Fig. XV.



Digitized by Google

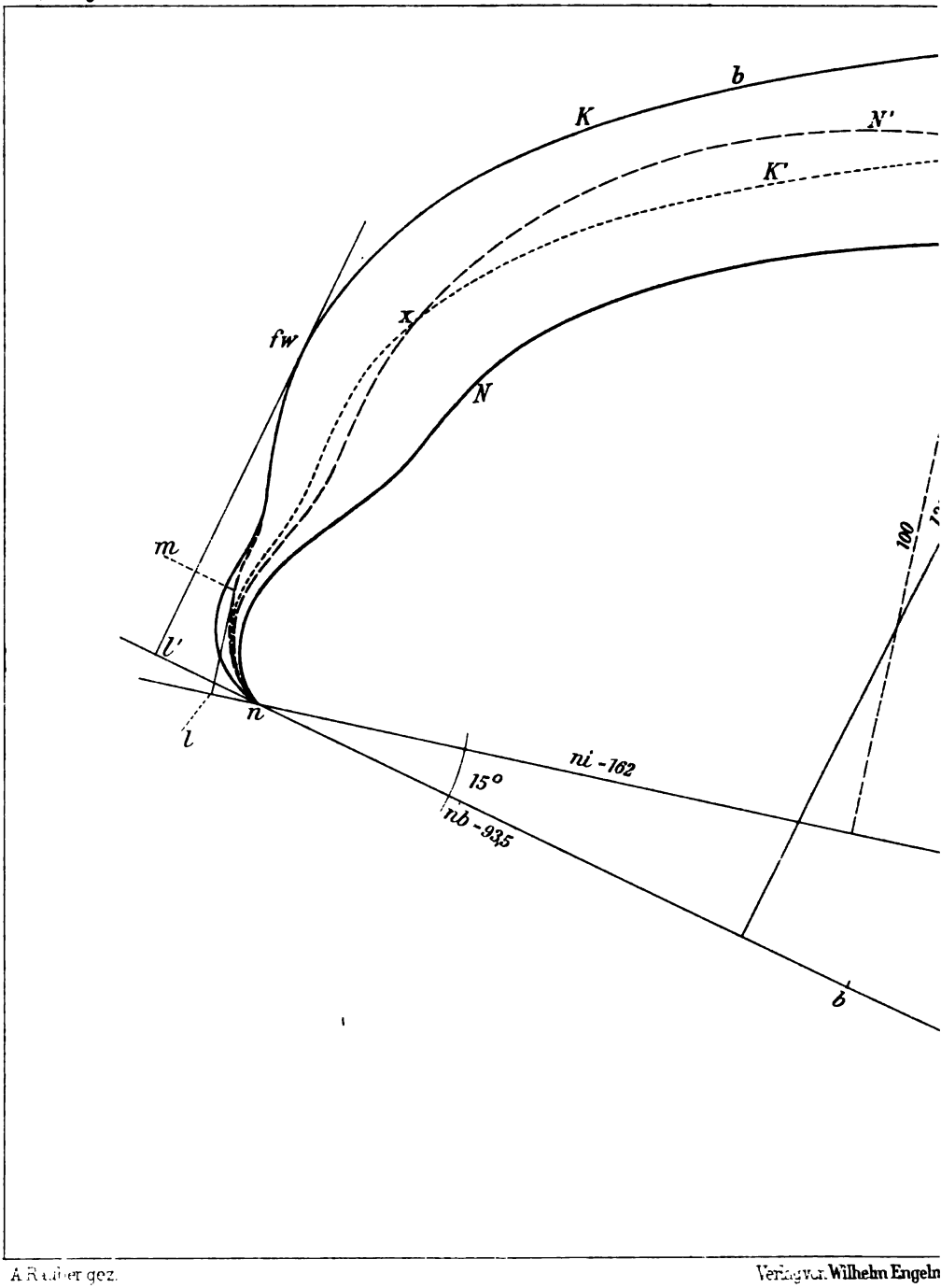
Digitized by Google

Digitized by Google

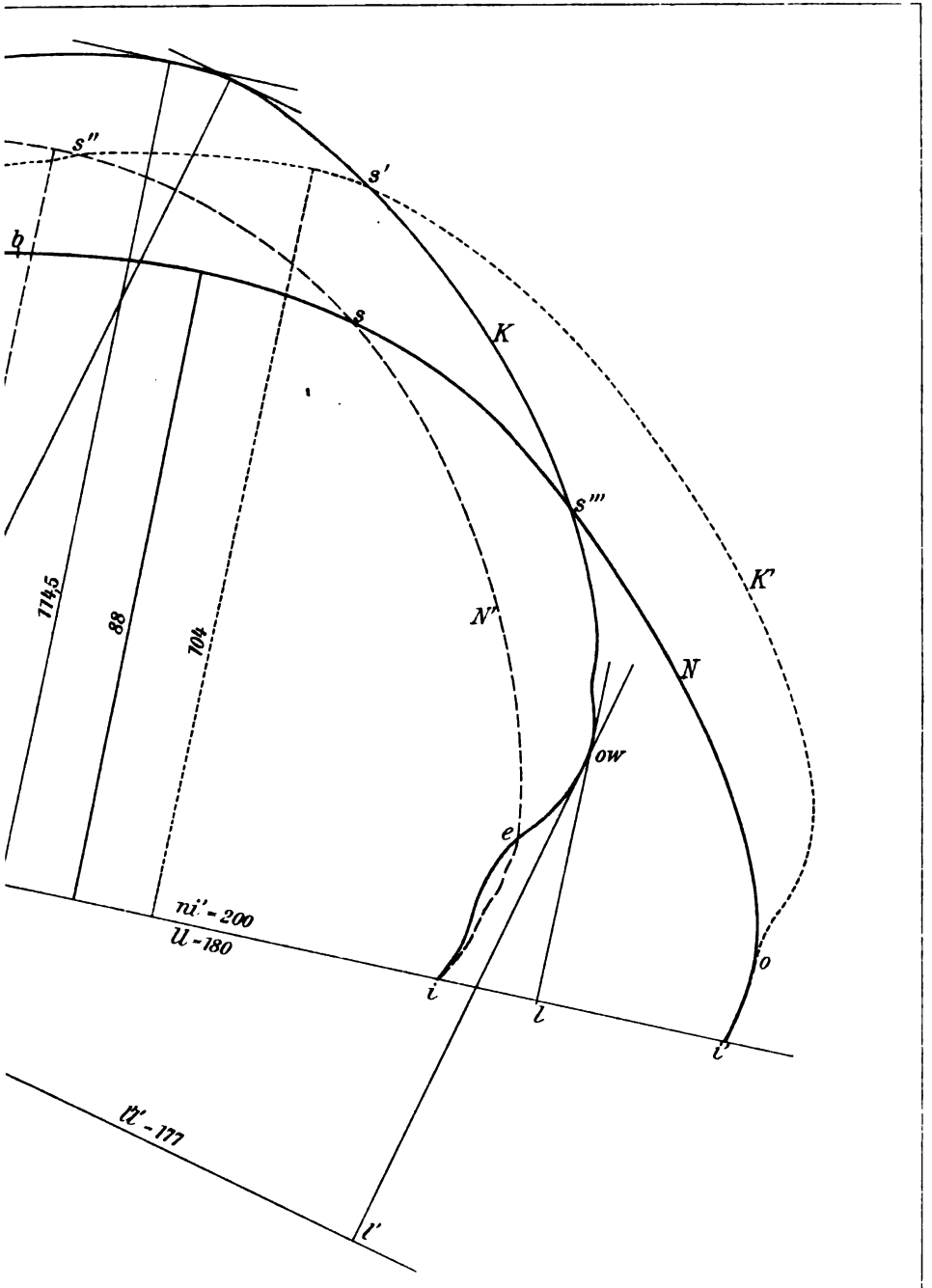
G B Watkinson

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google



mm. Leipzig.
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

Fig. 2.

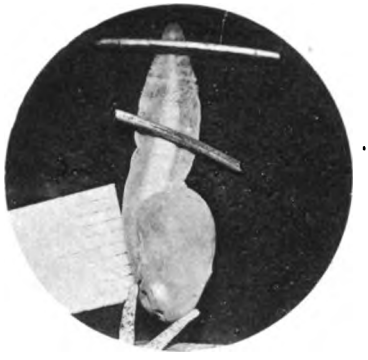


Fig. 3.

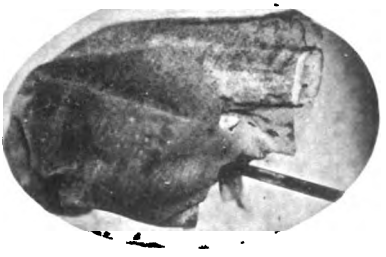


Fig. 4.

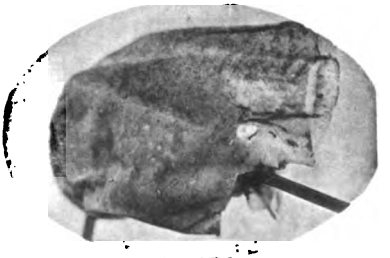


Fig. 5.

phot. Braus.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W. 35.

Digitized by Google

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

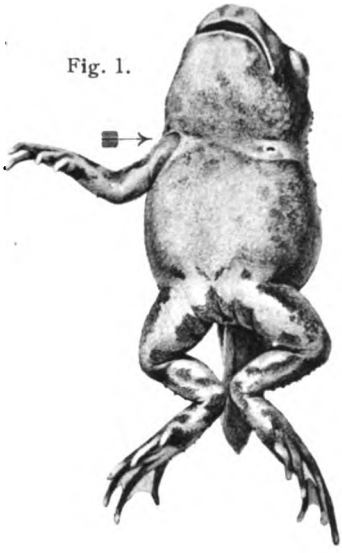


Fig. 2.

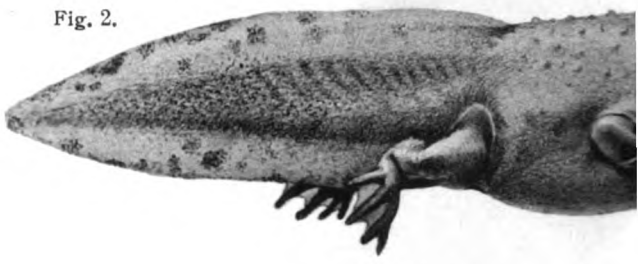
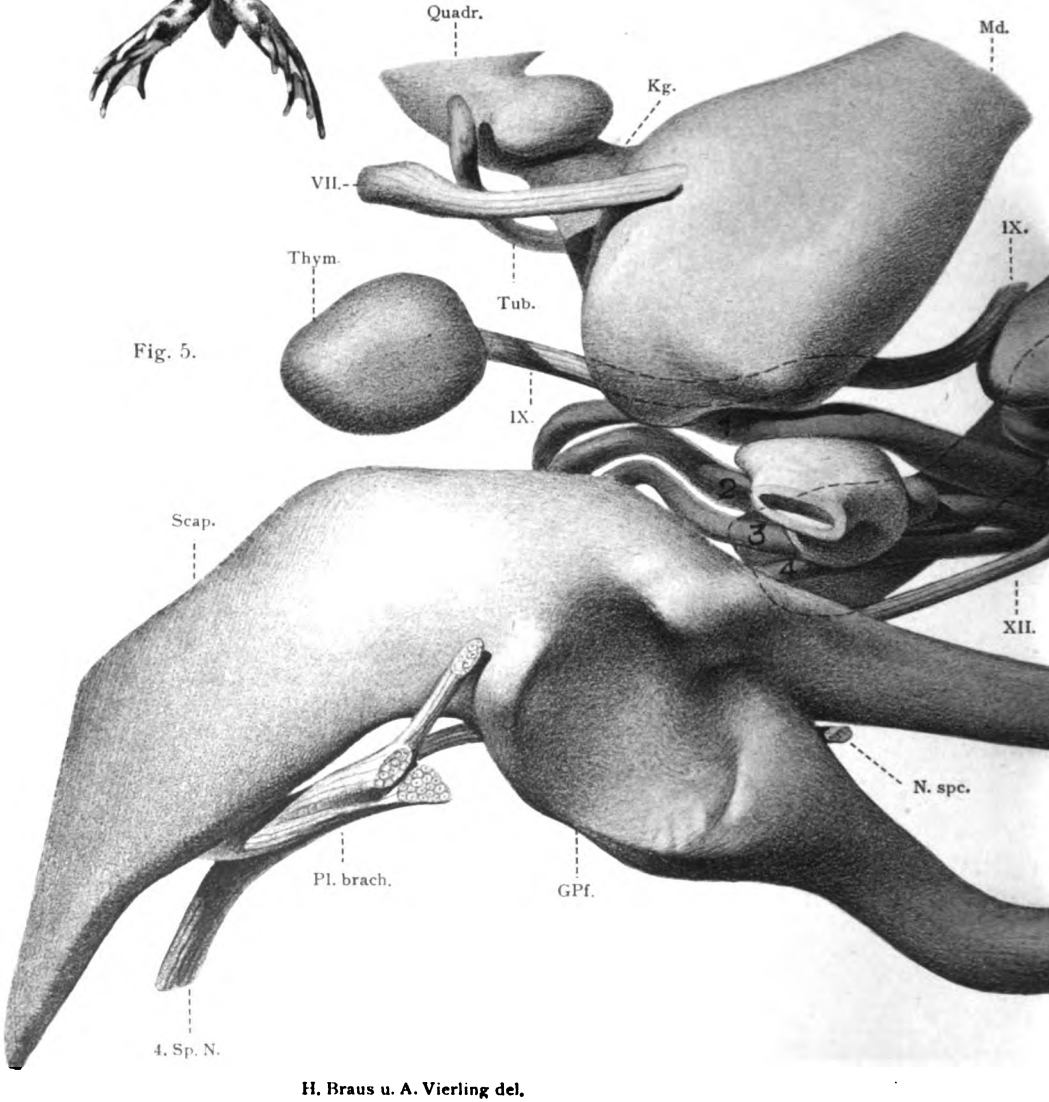


Fig. 5.



H. Braus u. A. Vierling del.

Verlag von Wilhelm

Digitized by Google

Fig. 3.

Fig. 4.

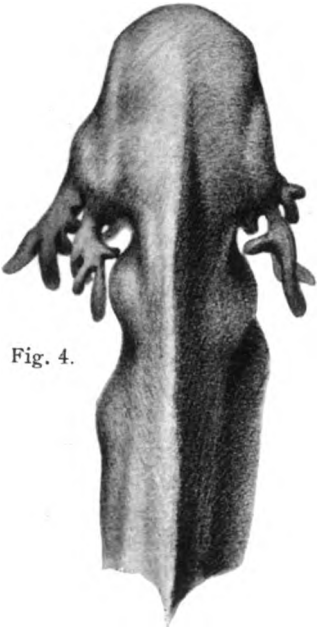
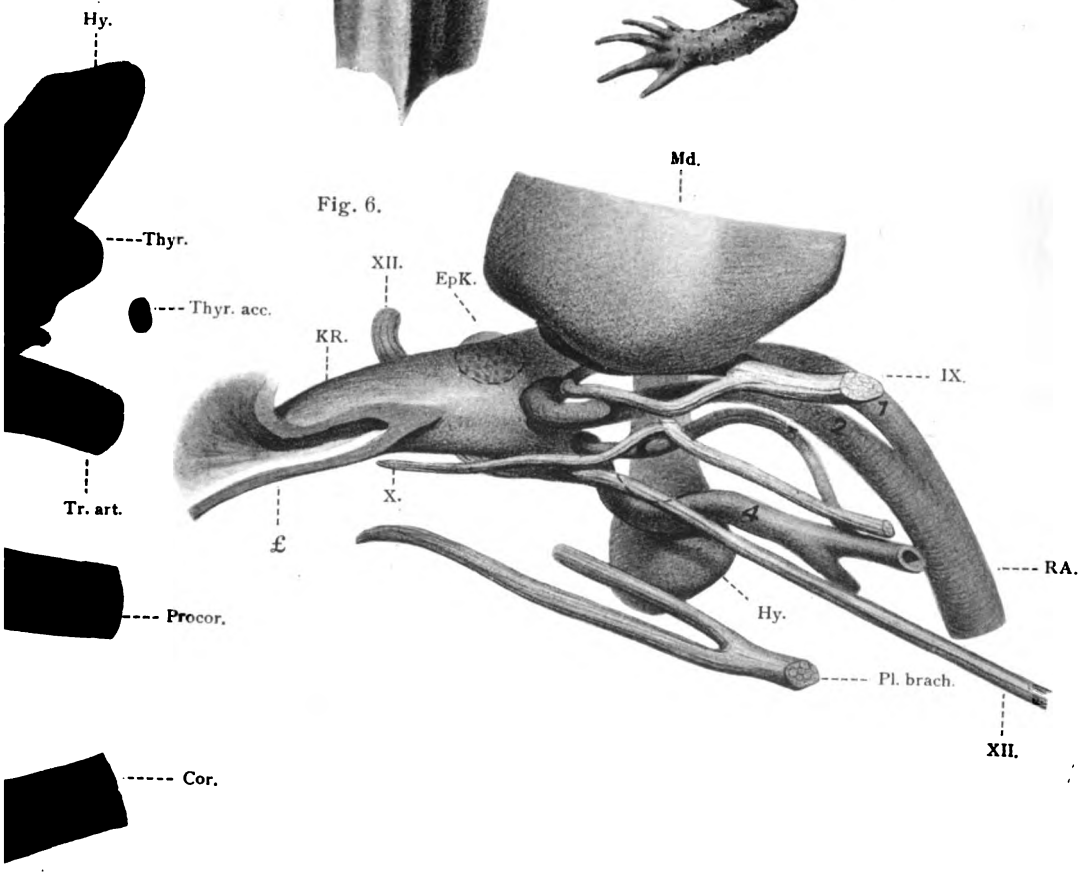


Fig. 6.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W. 35.

ngelmann, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

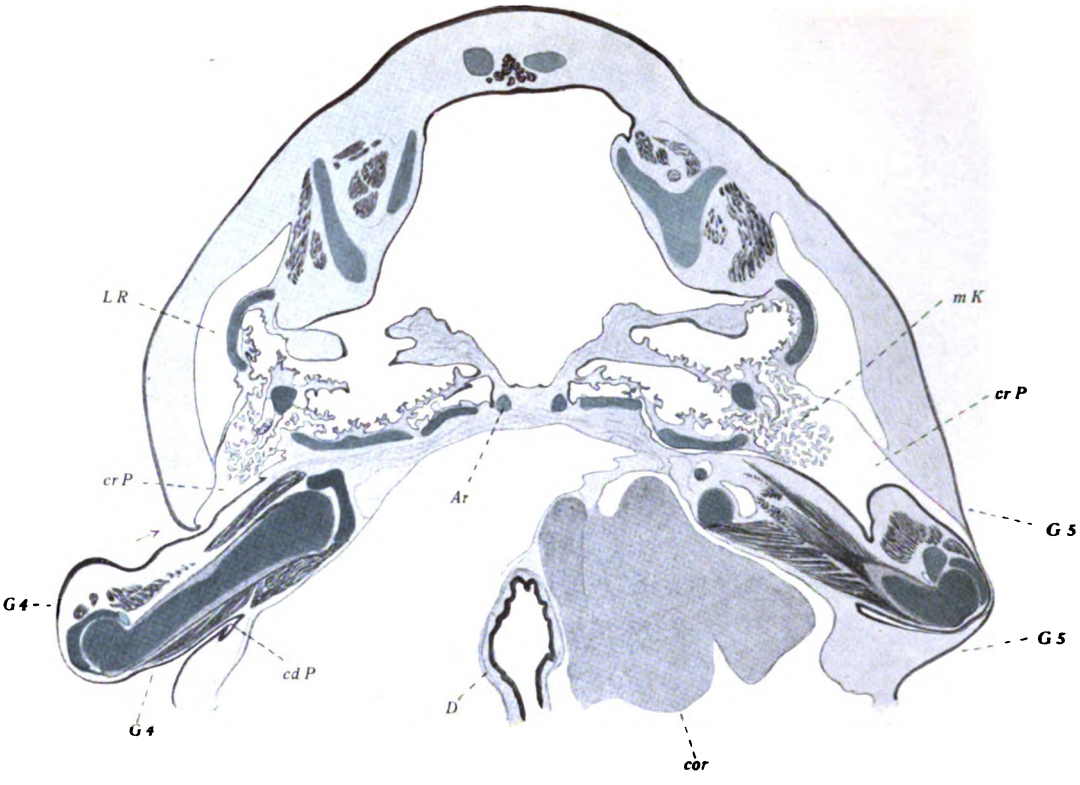


Fig. 4.

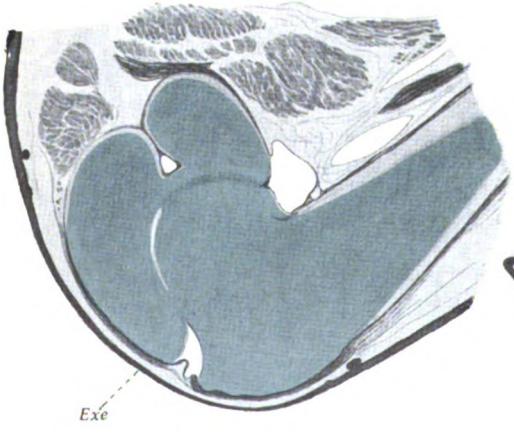
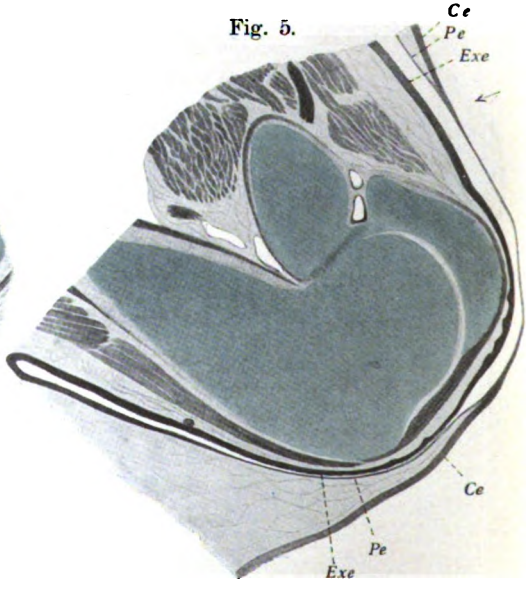


Fig. 5.



Digitized by Google

Fig. 2.

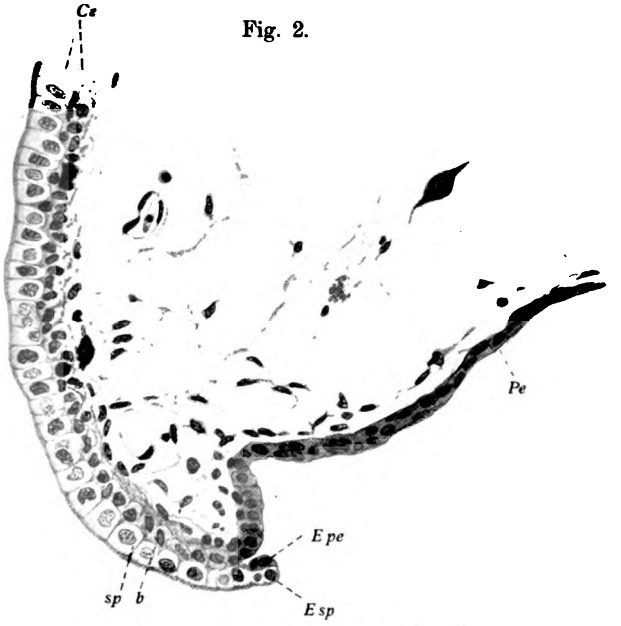


Fig. 3.

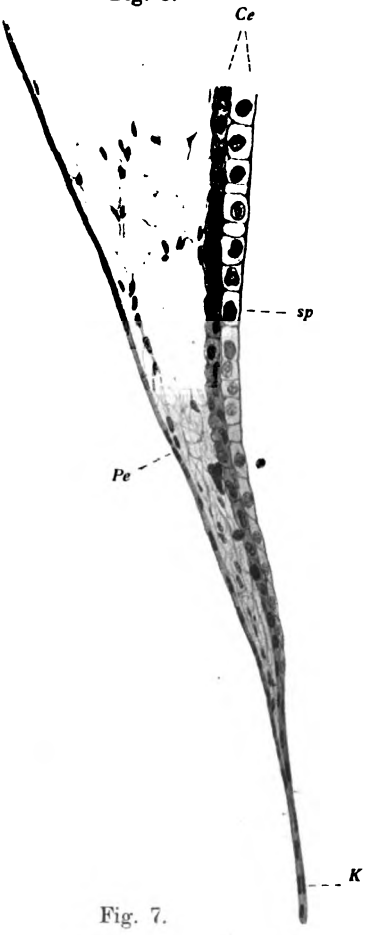


Fig. 6.

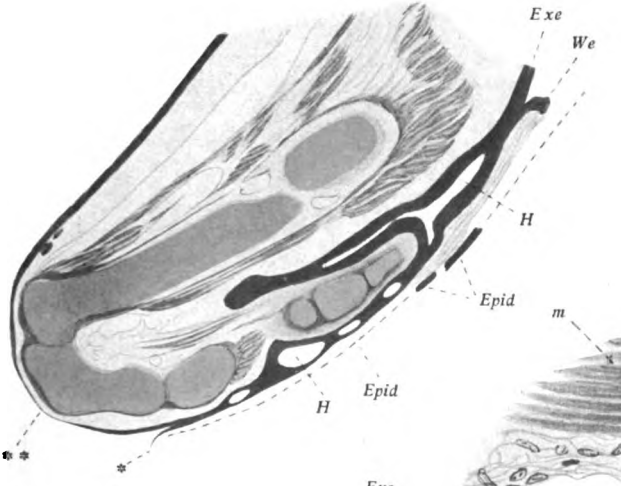
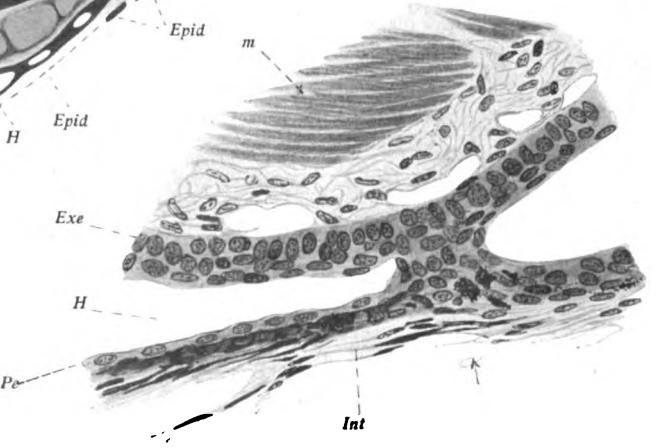


Fig. 7.



igelmann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google